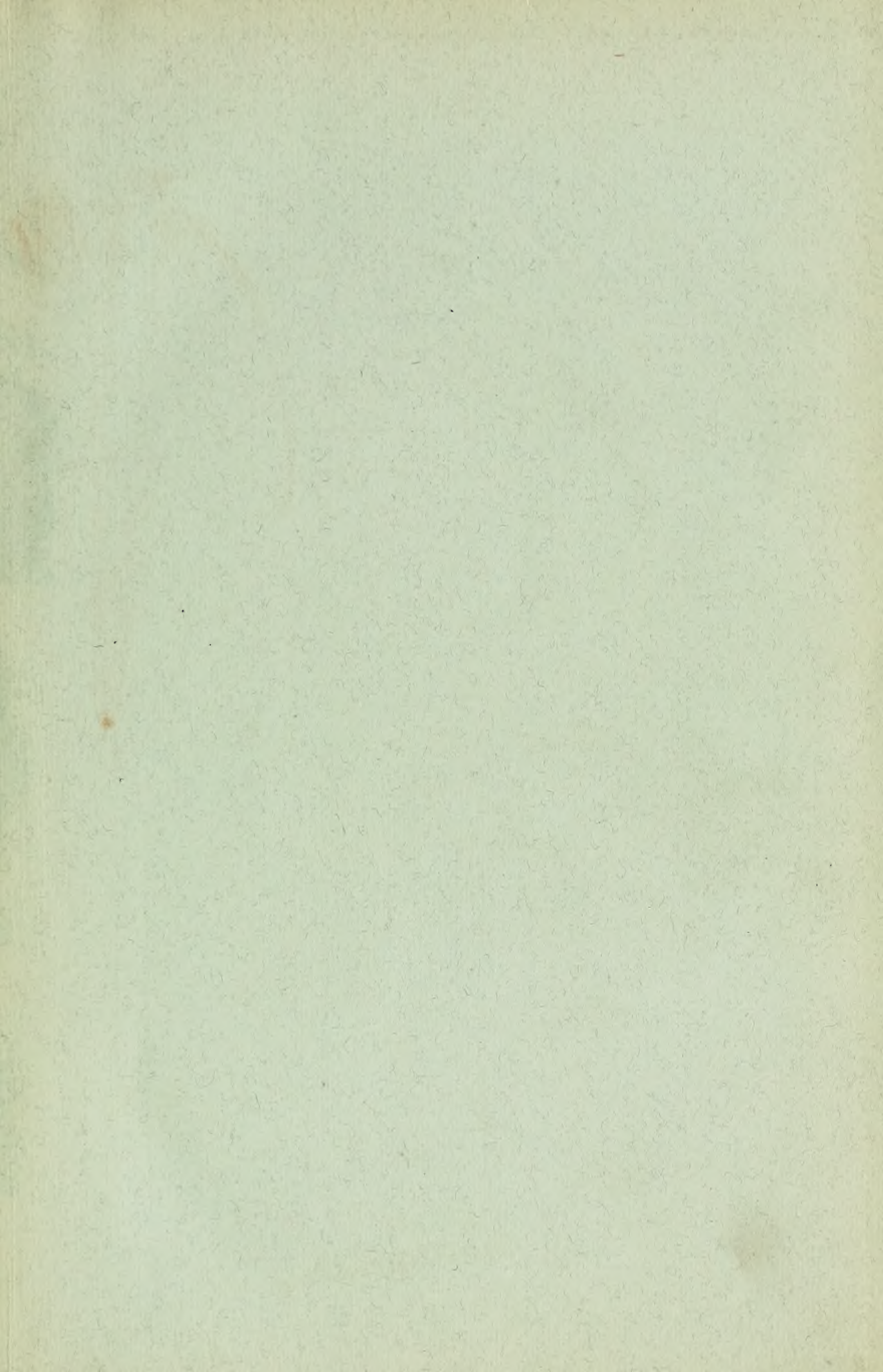










Der Aufbau der Skeletteile in den freien Gliedmassen der Wirbeltiere

Untersuchungen an urodelen Amphibien

Von

Dr. H. von Eggeling
a. o. Professor und Prosektor an der anatom. Anstalt
der Universität Jena

Mit 4 lithographischen Tafeln, 147 Figuren im Texte



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1911

Inhaltsverzeichnis.

Seite
Einleitung Fragestellung 1
1. Frage. Allgemeines über feinfaserige u. grobfaserige Knochensubstanz, SHARPEYsche Fasern, Wurzelstock 1
Lehr- u. Handbücher 1
Originalliteratur 12
Zement der Zähne 19
Zusammenstellung der wichtigsten Aeußerungen 20
Funktionelle Betrachtung verschiedener Arten von Knochengewebe 21
Vergleichende Anatomie des Knochengewebes 22
2. Frage 35
3. Frage 41
Der Aufbau der Amphibienknochen 47
Literaturübersicht 47
Uebersicht des untersuchten Materiales 67
Technische Bemerkungen 68
Beschreibung der Befunde 69
A. Ichthyoidea, Perennibranchiata, Fischmolche 69
I. Phanerobranchiata 69
a. Proteidae 69
1. Proteus anguineus 69
2. Necturus maculatus, Menobranchus lateralis 81
b. Sirenidae 88
1. Siren lacertina 88
2. Pseudobranchus striatus 93
Zusammenfassung Phanerobranchiata 94
II. Cryptobranchiata, Derotremata, Amphiumidae 98
1. Cryptobranchus japonicus, Megalobatrachus maximus, Sieboldia maxima 98
2. Menopoma, Cryptobranchus alleghaniensis 120
3. Amphiuma means 131
Zusammenfassung Cryptobranchiata 135
B. Caducibranchiata, Salamandridae 142
I. Lechriodonta 142
a. Desmognathinae 142
1. Desmognathus fuscus 142
2. Desmognathus quadrimaculatus 145
3. Desmognathus brimleyorum 149
4. Desmognathus ochrophaeus 160

Zusammenfassung Desmognathinae 162
b. Plethodontinae 168
1. Spelerpes ruber 168
2. Manculus quadridigitatus 172
3. Plethodon glutinosus 176
4. Batrachoseps attenuatus 180
5. Stereochilus marginatus 189
Zusammenfassung Plethodontinae 191
c. Amblystomatinae 197
1. Amblystoma opacum 197
2. Amblystoma mexicanum, Siredon pisciformis 203
Zusammenfassung Amblystomatinae 215
II. Mecodonta 218
Salamandrinae 218
1. Salamandra maculosa 218
2. Salamandrina perspicillata 247
3. Triton vulgaris s. taeniatus 252
4. Triton pyrrhogaster 256
5. Triton (Diemyctylus) torosus 260
6. Triton (Diemyctylus) viridescens 266
Zusammenfassung Salamandrinae 272
Vergleichung 279
Ergebnisse 308

Vorwort.

Die Untersuchungen, über deren Verlauf und Ergebnisse die folgenden Blätter berichten, sind veranlaßt durch Fragen, die während des Unterrichts und durch diesen sich mir aufdrängten. Bereits als ich zum ersten Male in Jena Knochen- und Bänderlehre vortrug, fühlte ich mich unbefriedigt durch die Darstellung, die ich auf Grund meiner Kenntnisse von einzelnen Punkten aus der allgemeinen Lehre vom Aufbau der knöchernen Skeletteile geben konnte und mußte. In der Folge zeigte ein genaueres Studium der sehr umfangreichen Literatur, daß hier keine ausreichende Belehrung zu finden und eine solche nur von einer weit ausgedehnten vergleichend-anatomischen Bearbeitung des Aufbaues der Skeletteile zu erhoffen war. In besonders typischer und leicht übersichtlicher Weise sind die Eigentümlichkeiten im Knochenaufbau eines Tieres an den langen Skelettstücken seiner freien Gliedmaßen zu erkennen. Die Technik ihrer Untersuchung bietet keine besonderen Schwierigkeiten und trotz beträchtlicher Unterschiede in ihren Form- und Größenverhältnissen sind sie doch leicht miteinander zu vergleichen. Sie wurden deshalb als wesentliches Objekt der Untersuchungen gewählt. Einzelne Angaben in der Literatur und namentlich auch Beobachtungen an fossilen Formen lehren, daß innerhalb der Gruppe der Amphibien noch sehr primitive und einfache Zustände des Knochenaufbaues vorkommen. Deshalb erschienen uns diese als Ausgangspunkt der Untersuchung geeignet, und es wurde beschlossen, die Beobachtungen zunächst auf die Wirbeltiere von den Amphibien an nach aufwärts zu beschränken. Die ersten Stadien wären freilich bei den Fischen zu suchen. Die Selachier, in deren Haut wir in der Wirbeltierreihe den ersten Knochen auftreten sehen, müssen als Ausgangspunkt der Untersuchung ausgeschaltet werden, da ihr Extremitätenskelett sich noch durchweg aus knorpeligen Elementen zusammensetzt. Knochenganoiden und Teleostier können wegen der bekannten, vielfach sehr eigenartigen histologischen Beschaffenheit ihres Knochengewebes nicht ohne weiteres als Vor-

läufer höherer Zustände angesehen werden. Wohl aber sind als solche die Einrichtungen bei Knorpelganoiden, Crossopterygiern und Dipnoern im Auge zu behalten.

Orientierende Beobachtungen an einzelnen Vertretern der verschiedenen Wirbeltiergruppen, mehrfach unterbrochen aus äußeren Rücksichten durch andere Arbeiten und eingegangene Verpflichtungen, zeigten Schwierigkeiten, die oft recht abweichenden Befunde miteinander in Einklang zu setzen. Daraus ergab sich die Notwendigkeit einer Untersuchung jeder größeren Tiergruppe auf breitester Basis. Eine solche Untersuchung wurde naturgemäß mit den Urodelen begonnen und durchgeführt. Hier bereits ergaben sich so wichtige Aufklärungen bezüglich der aufgestellten Fragen, daß ich mich berechtigt fühle, die gewonnenen Ergebnisse in selbständiger Form vorzulegen. Von einer beabsichtigten Ausdehnung der Untersuchungen auch auf die einzelnen Gruppen der höheren Wirbeltiere sind noch mancherlei interessante Ergebnisse, aber wohl von geringerer prinzipieller Bedeutung für unsere Fragestellung zu erwarten.

Das Material zu meinen Untersuchungen stammt aus den Vorräten der anatomischen Anstalt zu Jena, die mir deren Direktor, mein hochverehrter Chef, Herr Geheime Hofrat Prof. Dr. F. Maurer, in freigebigster Weise zur Verfügung stellte, wie er auch meinen Vorschlägen und Bitten um Vermehrung dieser Bestände stets bereitwillig entsprach. Für sein vertrauensvolles Entgegenkommen und seine gütige Förderung meiner Bestrebungen fühle ich mich ihm in herzlichster Dankbarkeit verpflichtet.

Bei der Herstellung der dieser Abhandlung beigefügten Figuren erfreute ich mich der bewährten unermüdlichen Hülfe des Herrn A. Giltsch in Jena, für die ich ihm auch hier herzlichst Dank sage. Seiner geschickten Hand verdanke ich sämtliche Abbildungen auf den Tafeln 1—3 mit Ausnahme der von mir selbst gezeichneten Fig. 1. Die schematischen Textfiguren und die Abbildungen auf Tafel 4 wurden von mir entworfen und kombiniert und von Herrn Giltsch und seinen Herrn Söhnen ausgeführt. Die Angaben über die Vergrößerungen sind nur annähernde, da die meisten Abbildungen mehrfach umgezeichnet, verkleinert und vergrößert wurden. Sie sind deshalb bezüglich der Maße nicht unbedingt als Dokumente verwertbar.

Mein ganz besonderer Dank gebührt auch dem Verleger, Herrn Dr. Gustav Fischer, für die Bereitwilligkeit, mit der er den Verlag dieser Schrift übernahm, und für sein freundliches Eingehen auf jeden Wunsch, den ich bezüglich der Ausstattung und Drucklegung meiner Abhandlung hegen konnte.

Jena, 31. März 1911.

H. von Eggeling.

Einleitung.

Drei Fragen von allgemeinerer Bedeutung sollen durch das Studium des Skelettaufbaues in den Extremitäten urodeler Amphibien ihrer Lösung näher geführt werden. Diese drei Fragen lauten:

1) In welchem Verhältnis stehen zueinander die sogenannte grobfaserige und feinfaserige Knochensubstanz, der Wurzelstock GEGENBAURS, das Zement der Zähne und die SHARPEYschen Fasern? Welchen Anteil nehmen diese Gewebsbestandteile, abgesehen von der Lokalisation ihres Vorkommens, am Aufbau der Knochen?

2) Welches ist der stammesgeschichtliche Entwicklungsgang des Aufbaues der Röhrenknochenkompakta? Wie sind die HAVERSschen Kanäle entstanden, und inwiefern reproduziert die ontogenetische Entwicklung dieser Gebilde deren Phylogenese? Lassen sich biologische Momente ausfindig machen, von denen die Ausbildung von Gefäßkanälen abhängig erscheint?

3) Wie stellt sich der stammesgeschichtliche Entwicklungsgang der enchondralen Ossifikation dar? In welcher Form und unter welchen Bedingungen entsteht der Markraum und das Knochenmark? Wo, in welcher Form und aus welchen Ursachen entwickeln sich die Epiphysenknochenkerne? Gibt es eine Erklärung für die späte, ausschließlich enchondrale Ossifikation von Carpus und Tarsus der Säuger?

Diese drei Gruppen von Fragen sind durch eine Uebersicht über die bisher in der Literatur darüber niedergelegten Kenntnisse und Anschauungen näher zu erläutern. Bei der großen Zahl von Abhandlungen, die weit verstreut über Knochenbau und Knochenentwicklung handeln, erscheint eine vollständige Berücksichtigung aller gänzlich aussichtslos. Wir beschränken uns, ausgehend von den Hand- und Lehrbüchern, auf die wichtigsten Arbeiten, von denen hoffentlich keine unerwähnt geblieben ist. Jede Gruppe von Fragen soll eine selbständige Besprechung erfahren.

Wir beginnen mit der ersten Frage.

Die Angaben der neueren Lehrbücher der Histologie und Anatomie über feinfaserige und grobfaserige Knochensubstanz sind außerordentlich kurz gefaßt.

So lesen wir bei STÖHR (1906, p. 79, 141), daß in der feinfaserigen oder lamellösen Knochensubstanz leimgebende Fibrillen durch eine geringe Menge von Kittsubstanz zu feinen Faserbündeln vereint sind, während grobe Bündel von leimgebenden Fibrillen

die grobfaserige oder geflechtartige Knochensubstanz auszeichnen. Knochengewebe mit feinfaseriger Grundsubstanz bildet fast das ganze Skelett des erwachsenen Menschen. Es ist charakterisiert durch deutliche Lamellen. Dagegen findet sich grobfaserige Grundsubstanz in den Knochen des Erwachsenen nur an den Nähten und den Ansatzstellen der Sehnen. Sie ist in größerem Umfang vorhanden in den sich entwickelnden perichondralen und Bindegewebsknochen des Fetus. In beiden Arten von Knochengrundsubstanz kommen neben den feinen oder groben Bündeln leimgebender Fibrillen, die die Hauptmasse der Knochengrundsubstanz bilden, noch teils verkalkte, teils unverkalkte Bindegewebsbündel vor, die sogenannten SHARPEYschen Fasern. Diese helfen die Verbindung zwischen Periost und Knochen herstellen, dringen in die äußeren Grund- und die sich daran anschließenden Schaltlamellen ein und verlaufen hier nach den verschiedensten Richtungen. Mit ihnen und auch unabhängig davon können elastische Fasern aus dem Periost in die Knochengrundsubstanz übertreten.

Aehnlich äußert sich KOPSCH-RAUBER (1908, Bd. 2, p. 5). Er bezeichnet die grobfaserige Knochensubstanz als eine besondere Modifikation des Knochengewebes, die beim Erwachsenen nur an wenigen Stellen vorhanden ist, beim Fetus und Neugeborenen aber ausschließlich vorkommt. Sie zeichnet sich aus durch den Mangel gut ausgeprägter Lamellen, durch das Vorkommen großer, unregelmäßiger Knochenzellen und durch die sehr zahlreichen und zum Teil sehr starken SHARPEYschen Fasern. In letzteren sieht KOPSCH-RAUBER (1908, Bd. 1, p. 95) grobe Bündel fibrillären Bindegewebes, die von der Oberfläche her in die Knochensubstanz einstrahlen.

In GEGENBAURS Lehrbuch der Anatomie fehlt ein Hinweis auf die Unterscheidung von feinfaseriger und grobfaseriger Knochensubstanz. Dagegen wird (1895, p. 117, 139) angegeben, daß bei der Bildung von Knochengewebe, die im Bindegewebe (perichondral) sich vollzieht, letzteres direkt am Aufbau der Knochensubstanz sich beteiligt. Bei der in der Regel schichtenweise sich vollziehenden Absetzung des Knochengewebes werden mehr oder weniger sklerosierende Bindegewebsbündel in die Knochenschichten, auch der HAVERSschen Systeme, miteingeschlossen und zwar so, daß sie diese durchsetzen. Sie stellen die durchbohrenden Fasern SHARPEYS dar, welche bei der Bildung von Knochengewebe im Knorpel, bei der enchondralen Ossifikation fehlen. Nicht viel ausführlicher sind die Angaben in FÜRBRINGERS Neubearbeitung des GEGENBAURschen Lehrbuches (Bd. 1, 1909, p. 472 ff.).

Im wesentlichen übereinstimmend lauten die Darstellungen von TOLDT (1888, p. 110, 141, 152 ff.), SZYMONOWICZ (1901, p. 68, 260 ff.), E. A. SCHÄFER (1898, p. 254—283), SCHIEFFERDECKER und KOSSEL (1891, p. 300—326).

Aus der Schilderung von ROLLET (1871, p. 102) sei hier nur hervorgehoben, daß bei der periostalen Ossifikation am Vorderarm eines 5-monatlichen menschlichen Embryo zwischen den Osteoblasten, welche den bereits gebildeten Knochenbälkchen anliegen, Bindegewebsfasern hindurchtreten, die aus dem Fasernetz der inneren Periostschichten herstammen. Sie dringen etwas verbreitert gegen die Oberfläche des Knochens direkt vor und gehen ohne sichtbare Grenze in dessen Grundsubstanz über.

Nach diesen kurzen Angaben der neueren Lehrbücher hätten wir also anzunehmen, daß es zwei Arten von Knochen gibt, feinfaserigen

und grobfaserigen. Beide Knochenarten können, soweit sie periostaler Herkunft sind, von verkalkten oder unverkalkten Bindegewebsbündeln, den SHARPEYschen Fasern, durchsetzt werden. Embryonale und jugendliche Knochen perichondraler und häutig präformierter Genese bestehen aus grobfaseriger Substanz. Wir vermissen präzise Aeußerungen über den Unterschied der SHARPEYschen Fasern von den leimgebenden Fibrillenbündeln, namentlich des grobfaserigen Knochens.

Sehr ausführliche Darstellungen, auf welche wohl die meisten Lehrbücher zurückgehen, finden wir in den großen Handbüchern der Histologie.

v. KÖLLIKER (1889, p. 127—133, 280—294, 329—340) unterscheidet beim Menschen zwei Hauptarten von Knochensubstanz: die eine zeigt sehr deutliche Lamellen und ist im ganzen feinfaserig, die andere gar keine oder nur eine sehr undeutliche lamellöse Schichtung neben einem grobfaserigen Bau. Die lamellöse Knochensubstanz kommt wieder in zwei Unterarten vor, nämlich mit und ohne Einschluß besonderer bindegewebiger Fasern, der SHARPEYschen Fasern.

Die echte lamellöse Knochensubstanz entbehrt der SHARPEYschen Fasern. Sie besteht im wesentlichen aus Bündeln von Knochenfibrillen, deren Breite im Mittel 3,0—3,5 μ beträgt. Der Verlauf dieser Bündel und ihre Anordnung in den Knochenlamellen werden eingehend geschildert, doch kann die davon gegebene Beschreibung hier übergangen werden. Aus echtem lamellösen Knochen bestehen beim Menschen die HAVERSschen Lamellensysteme, die inneren Grundlamellen, die vom Mark aus gebildet werden, und überhaupt alle die Knochenteile, die aus enchondraler Ossifikation hervorgehen. v. KÖLLIKER hält es aber nach einigen Angaben und Beobachtungen für möglich, daß die HAVERSschen Lamellensysteme in den Knochen großer Säuger auch SHARPEYsche Fasern, wenn auch selten, enthalten.

Der lamellöse Faserknochen zeichnet sich gegenüber dem echten lamellösen Knochen durch den regelmäßigen Einschluß SHARPEYscher Fasern aus. Mit letzteren beschäftigt sich v. KÖLLIKER in einem besonderen Kapitel (1889, p. 287). Sie werden beschrieben als Bindegewebsbündel, die die Lamellen des Knochens durchsetzen und wesentlich in zwei Formen vorkommen; die eine Form sind völlig weiche, unverkalkte Fasern, die zweite Form teils weiche, teils verkalkte Gebilde. Die große Mehrzahl der feineren SHARPEYschen Fasern mit einem Durchmesser bis zu 1—2 μ gehört zu der ersten unverkalkten Form. Querschnitte durch diese Fasern sind im entkalkten Knochen wegen ihrer Feinheit nur unvollkommen zu erkennen, während sie im Längsschnitt deutlich sichtbar werden. An Schliffen von getrockneten Knochen findet man an Stelle dieser feinen SHARPEYschen Fasern einfache, lufthaltige Röhrchen. Daraus geht hervor, daß die Fasern unverkalkt sind und nach dem Eintrocknen an ihrer Stelle lufthaltige Hohlräume erscheinen. Andere feine Fasern und außerdem alle stärkeren, deren Durchmesser bis zu 20—30 μ beträgt, sind teilweise verkalkt, teilweise weich. Die dicken SHARPEYschen Fasern erscheinen am entkalkten Knochen wie Bündel von Bindegewebsfibrillen. Die Bilder, welche Schliffe getrockneter Knochen von den dickeren SHARPEYschen Fasern geben, lassen sich dahin deuten, daß hier die Fibrillen unverkalkt, die sie zu einem Bündel zusammenfassende Zwischen- oder Kittsubstanz dagegen verkalkt ist. Bisweilen ist aber in den SHARPEYschen Fasern die verkalkte Masse so reichlich, daß es sich nicht nur

um Zwischensubstanz handeln kann. Es wäre dann nur anzunehmen, daß neben unverkalkten auch verkalkte Fibrillen vorkommen. Bisweilen scheinen auch innerhalb derselben Fibrille verkalkte und unverkalkte Partien miteinander abzuwechseln. Untersucht man einen Knochenschliff erst trocken und dann nach seiner Entkalkung, so scheint die Zahl der sichtbaren SHARPEYschen Fasern nach der Entkalkung zuzunehmen. Dies gilt nach den Erfahrungen v. KÖLLIKERS namentlich von den Schädeldachknochen des Erwachsenen. Diese Beobachtung spricht dafür, daß es auch durchweg verkalkte SHARPEYsche Fasern gibt. v. KÖLLIKER erscheint diese Möglichkeit sehr naheliegend, „da ja eine Verkalkung an manchen bindegewebigen Elementen der Knochen, wie an den Einpflanzungsstellen von Sehnen, an den Sehnen der Vögel und dem Faserknochen der Fische, sich findet" (p. 289).

Was die Verbreitung der SHARPEYschen Fasern anbelangt, so konstatiert v. KÖLLIKER, daß die Knochen Erwachsener in allen äußeren Grundlamellen und in allen interstitiellen Lamellen, die genetisch mit ihnen zusammenhängen, d. h. aus Periostablagerungen entstanden sind, SHARPEYsche Fasern in wechselnder Menge, Stärke und Verlaufsrichtung enthalten. Dies wird durch verschiedene Beispiele näher erläutert. Einen besonders bemerkenswerten Befund schildert v. KÖLLIKER (p. 290) folgendermaßen: „Es kommen häufig in den interstitiellen Lamellen, aber auch in den äußeren Grundlamellen ganze Nester longitudinal verlaufender, dickerer SHARPEYscher Fasern vor, deren Menge so groß ist, daß die übrige Knochensubstanz auf ein Minimum reduziert erscheint und sozusagen keine Lamellen, sondern nur vereinzelte Knochenzellen zeigt. Sind in solchen Fällen die SHARPEYschen Fasern besonders dick, was die Regel ist, so entsteht mitten in der Kompakta eines Röhrenknochen ein Gewebe, das täuschend einer verknöcherten Sehne gleicht (Fig. 232). Die schönsten Bilder derart gewinnt man übrigens von der Oberfläche der Diaphyse der großen Röhrenknochen, wenn hier longitudinal verlaufende SHARPEYsche Elemente vorkommen." Dieser Befund erinnert sehr, wie v. KÖLLIKER hervorhebt, an eine von GEGENBAUR (1867) gegebene Abbildung. v. KÖLLIKER konnte nie etwas derartiges sehen, das nicht auf SHARPEYsche Fasern zu beziehen gewesen wäre.

Auch in den Knochen von Embryonen und Kindern finden sich bereits SHARPEYsche Fasern. Vom 3. oder 4. Lebensjahre an zeigen sie dieselben Verhältnisse wie beim Erwachsenen.

In den äußeren Grundlamellen, sowie den interstitiellen Lamellen wurden auch elastische Fasern nachgewiesen. Sie verlaufen meist gemeinsam mit bindegewebigen SHARPEYschen Fasern, aber offenbar auch unabhängig von diesen. In den HAVERSschen Lamellensystemen scheinen sie zu fehlen.

Aus der sogenannten grobfaserigen Knochensubstanz bestehen alle Knochen des Fetus und des Neugeborenen. Querschnitte durch einen solchen Knochen zeigen das bekannte Bild eines Gerüstwerkes von dünnen Knochenbälkchen. Jedes dieser Bälkchen birgt in seiner Achse ein Gewebe, das wesentlich ein Filzwerk von SHARPEYschen Fasern darstellt. Dieses wurde von GEGENBAUR als W u r z e l s t o c k bezeichnet. Viele der hier vorkommenden SHARPEYschen Fasern sind von beträchtlicher Stärke mit einem Durchmesser von 15–30 µ. Innerhalb dieses Geflechtes liegen Knochenzellen, die sich durch ihre

absonderlichen, unregelmäßigen Formen, ihre bedeutende Größe und außerdem dadurch auszeichnen, daß oft mehrere derselben untereinander zusammenhängen und so größere buchtige Hohlräume bilden. Von dem Wurzelstock aus verlaufen meist feinere Fasern in großer Zahl, oft unter Auffaserung am Ende in die oberflächlichen Teile des Knochenbälkchens, welche die HAVERSschen Kanäle begrenzen. Hier finden sich kleinere, mehr typisch geformte Knochenzellen. Eine lamelläre Schichtung ist im Bereiche des Wurzelstockes kaum nachweisbar, deutlicher, aber immer unbedeutend, in den die Gefäßkanäle begrenzenden Schichten der Knochenbälkchen. Der Vergleich von Schliffen mit entkalkten Schnitten durch Knochen Neugeborener lehrt, daß hier die SHARPEYschen Fasern zum größten Teil unverkalkt, aber jedenfalls auch zum Teil verkalkt sind, namentlich in den oberflächlichen Partien der Knochenbälkchen, die an die HAVERSIschen Kanälchen anschließen.

Bereits bei Neugeborenen ist an den Röhrenknochen auch lamellöse Knochensubstanz aufgetreten. Sie findet sich einmal im Innern des Skeletteiles, aus enchondraler Ossifikation entstanden, und dann auch an der äußeren Oberfläche der Diaphysenenden „als lamellöser Faserknochen mit VOLKMANNschen Kanälen an bestimmten Stellen, an denen typische Periostablagerungen mit SHARPEYschen Fasern sich bilden. Diese Stellen erkennt man schon mit bloßem Auge leicht an ihrer Glätte, während die Gegenden, wo grobfaserige Knochensubstanz entsteht, rauh und porös aussehen, ebenso wie die Resorptionsflächen."

Schöne grobfaserige Knochensubstanz, mit mächtigen, mehr oder weniger verkalkten SHARPEYschen Fasern, findet sich auch an den sogenannten häutig präformierten Schädelknochen sowohl an vielen Stellen im Innern wie an denjenigen Gegenden, an denen sie in die Fläche wachsen. „Außerdem zeigen diese Knochen auch lamellösen Faserknochen an der Oberfläche in gewisser mäßiger Entwicklung und echten lamellösen Knochen um die Gefäßräume."

Beim Erwachsenen kommt grobfaserige Knochensubstanz nur an wenigen Stellen vor, und zwar dort, wo Sehnen, Bänder oder Ligg. intermuscularia an lamellösen Faserknochen direkt sich ansetzen (p. 131, 292, 333).

Was die Entstehung der grobfaserigen Knochensubstanz bei der periostalen Ossifikation anlangt, so beschreibt v. KÖLLIKER (1889, p. 330) in frühen Stadien an der Innenfläche des verhältnismäßig dicken, gefäßreichen, aus Bindegewebe und elastischen Fasern bestehenden Periostes eine als ossifizierendes Gewebe bezeichnete Schicht. Dies ist ein „Fasergewebe mit nicht gerade besonders deutlicher Fibrillenbildung, etwa wie unreifes Bindegewebe" und enthält körnige, länglich-runde oder runde Zellen (Osteoblasten) von 13 bis 22 μ Größe. In dieses Gewebe gehen die äußersten, noch weichen Vorsprünge des bereits gebildeten Knochens über. Es zeigt sich, daß die Grundsubstanz des Knochens aus dem Fasergewebe entsteht „durch einfache, gleichmäßige Ablagerung von Kalksalzen, jedoch ohne vorheriges Auftreten von Kalkkrümeln", während die runden Zellen des ossifizierenden Gewebes in sternförmige sich umwandeln und zu Knochenzellen werden, wenn die Grundsubstanz ossifiziert.

Meist in ganz analoger Weise entsteht die grobfaserige Knochensubstanz bei der Entwicklung der nicht knorpelig präformierten

Schädelknochen (p. 337). v. Kölliker hat aber, ebenso wie schon Gegenbaur, konstatieren können, daß in einzelnen Fällen die Knochensubstanz nicht knorpelig präformierter Schädelknochen ausschließlich als Absonderung einer prachtvollen epithelartigen Lage von Osteoblasten entsteht (p. 339, 340) ohne Vorhandensein einer osteogenen Schicht mit faseriger Zwischensubstanz. Es ist aus der Darstellung nicht ersichtlich, ob auch in diesen Fällen grobfaseriger Knochen entsteht.

Die Bildung der grobfaserigen Knochensubstanz hört bald nach der Geburt auf (p. 332, 333). Es tritt gewöhnlich erst jetzt an der Innenfläche der Beinhaut eine epithelähnliche Osteoblastenlage auf, die mit einer größeren oder geringeren Zahl von Bindegewebsbündeln untermischt ist, und es beginnt die Ablagerung lamellären Faserknochens, dessen Sharpeysche Fasern aus den Bindegewebsbündeln zwischen den Osteoblasten hervorgehen. Grobfaserige Knochensubstanz wird nach dem 3. Lebensjahre nicht mehr gebildet, und die bereits vorhandene verschwindet durch Resorption von innen her.

Die Auffassung v. Köllikers läßt sich in etwas anderer Gruppierung folgendermaßen zusammenfassen: Es gibt zwei Arten von Knochen, nämlich solchen mit und solchen ohne Sharpeysche Fasern. Der Knochen ohne Sharpeysche Fasern besteht aus gleichmäßig feinen Fibrillenbündeln, die in Lamellen angeordnet sind. Er ist das Produkt enchondraler Ossifikation. Der Knochen mit Sharpeyschen Fasern kann entweder grobfaserig sein ohne deutliche lamelläre Schichtung oder mehr feinfaserig mit lamellärer Schichtung. Er ist perichondraler Herkunft. Die Sharpeyschen Fasern sind teils verkalkt, teils unverkalkt. Sie scheinen nicht prinzipiell von den Fibrillenbündeln des Knochens unterschieden zu werden, sondern sich nur bei dem Vorhandensein einer lamellären Schichtung durch ihren von den Lamellen unabhängigen Verlauf auszuzeichnen. Die der lamellären Schichtung entbehrende grobfaserige Knochensubstanz embryonaler Knochen (Gegenbaurs Wurzelstock) ist in der Hauptsache ein Filzwerk von Sharpeyschen Fasern, die also offenbar mit den groben Fibrillenbündeln des Knochens identisch sind.

Auf das Vorkommen Sharpeyscher Fasern in allen intermediären Lamellensystemen des Säugetierknochens und deren völliges Fehlen in den Haversschen Lamellensystemen weist auch Ranvier (1888, p. 290, 421) hin. Dagegen konnte er sich im übrigen von einer fibrösen Textur der lamellös geschichteten Knochensubstanz nicht überzeugen (p. 297), beschreibt aber ausführlich einige feinere Strukturen der Knochenlamellen. In denjenigen Knochenteilen, die durch den Besitz Sharpeyscher Fasern ausgezeichnet sind, liegen die Knochenkörperchen in den zwischen den Fasern freigelassenen Winkeln „in einer mehr oder weniger dichten Masse der eigentlichen Knochensubstanz“ (p. 291). Die Zahl der Sharpeyschen Fasern wechselt sehr. Manche Knochen, wie die verknöcherten Sehnen der Vögel, bestehen fast nur aus Sharpeyschen Fasern. Sehr reich daran sind auch die Bindegewebsknochen des Schädels und Gesichts. Die langen Knochen enthalten beim Schaf mehr Sharpeysche Fasern als beim Menschen, Hund und Kaninchen (p. 431). Die embryonale, geflechtartige, grobfaserige Knochensubstanz erwähnt Ranvier nicht als eine besondere Bildung.

Die Sharpeyschen Fasern sind nach der Darstellung von Ranvier entweder Fortsetzungen von Sehnen oder Bändern in den Knochen

hinein (p. 424) oder „bogenförmige Fasern", die eine Kalkinfiltration erlitten haben und in die Knochensubstanz eingeschlossen sind (p. 425). Jedenfalls sind alle diejenigen Knochenteile, die SHARPEYsche Fasern führen, so auch die intermediären Lamellensysteme, unter dem Periost entstanden.

Was die speziellen Verhältnisse betrifft, so führt RANVIER (p. 424) aus, daß Sehnen oder Bänder in eine Depression des embryonalen Knochens sich einpflanzen. An diesen Insertionsstellen fehlt das Periost vollständig. „Zwischen den Sehnenbündeln finden sich runde oder polygonale Zellen mit körnigem Protoplasma, die denen ähnlich sind, die man unter dem Periost beobachtet. Sie tragen zur Bildung der Knochensubstanz bei, welche allmählich jedes Bündel umschließt und beim Erwachsenen selbst die Oberfläche des Knochens überschreitet, so daß die Sehnenansätze, anstatt wie beim Fetus mehr oder weniger tiefe Depressionen zu bilden, im Gegenteil vorspringende Leisten sind." Besonders deutlich ist dies zu sehen an den Ansatzstellen der Membrana interossea an Radius und Ulna, sowie auch an der Linea aspera femoris.

Der Begriff der „bogenförmigen Fasern", auf die RANVIER den größten Teil der SHARPEYschen Fasern zurückführt, ergibt sich aus der Schilderung einer als Ossifikationsgrube bezeichneten Bildung, der RANVIER eine große Bedeutung bei der Osteogenese zuschreibt (1873, 1888, p. 421). Er versteht darunter eine ringförmige Furche des Epiphysenknorpels, welche den Rand des periostalen Knochenzylinders aufnimmt. Besonders ausgeprägt soll die Ossifikationsgrube am Femurkopf des Frosches sein, aber auch bei Säugern an allen Knochen sich finden, die sich aus einem primitiven Knorpel entwickeln. Die wichtigsten Eigenschaften der Ossifikationsgrube sind folgende: An der Grenze von Diaphyse und Epiphyse setzen sich die oberflächlichen Schichten des embryonalen Periosts der Diaphyse in das Perichondrium der Epiphyse fort, während die tiefen Lagen des Periosts im Anschluß an die Ossifikationsgrube in den Epiphysenknorpel übergehen. Die Fasern dieser tiefen Periostschicht, die der Ossifikationsgrube entspricht, sollen nun nach RANVIERS Ansicht in dem Knorpel selbst entstehen. Ihr Verhalten in der Ossifikationsgrube schildert er näher in folgenden Sätzen: „Sie entwickeln sich daselbst wie die Sehnenfasern auf Kosten der Knorpelsubstanz und zwischen ihnen sind reihenförmige Zellen angeordnet, die denen der embryonalen Sehnen ähnlich sind und, wie diese letzteren, von den Knorpelzellen abzustammen scheinen. Diese Fasern, die ich als die bogenförmigen Fasern bezeichnet habe, biegen sich nach einwärts und erreichen die Oberfläche des embryonalen Knochens. An dem Punkte, wo sie sich berühren, werden die sie begleitenden Zellen zahlreicher und gewinnen die Charaktere der Osteoblasten. Sie besitzen auch ihre Eigenschaften insoweit, als sie Knochensubstanz und Knochenkörperchen bilden. Damit werden die bogenförmigen Fasern zum Zentrum der Knochennadeln, und von diesem Gesichtspunkt verhalten sie sich bei der Bildung des periostalen Knochens wie die Richtungsbalken bei der Bildung des Knorpelknochens. Indessen besteht ein Unterschied. Das junge Knochengewebe, welches sich unter dem Periost entwickelt, umhüllt die bogenförmigen Fasern nicht immer vollständig. Oft sieht man diese Fasern die ersten subperiostalen Gefäß- oder Markräume durchsetzen, um tiefer in die

Knochenmasse einzudringen. Eine in den embryonalen Knochen eingesenkte bogenförmige Faser kann also auf einem Teil des Weges von Knochengewebe umschlossen sein, in einem anderen Teil aber einfach mit dem Mark oder den Gefäßen in Beziehung stehen. Die knorpeligen Richtungsbalken dagegen werden auf ihrer ganzen Oberfläche von jungem Knochengewebe bedeckt und bleiben niemals frei in den Markräumen des Knorpelknochens." Als besonders geeignet zum Studium dieser Einzelheiten der Ossifikationsgrube empfiehlt Ranvier sagittale Längsschnitte durch den Calcaneus eines neugeborenen Hundes. Die Befunde sind von ihm ebenfalls genau geschildert und auf Fig. 159 (p. 423) abgebildet. Ueber die Bedeutung dieser Einrichtung äußert sich Ranvier (p. 426) in folgenden Worten: „Das Dickenwachstum des Knochens hängt von der Bildung der subperiostalen Knochenschichten ab, deren Richtung durch besondere Fasern gegeben ist, welche, von den Rändern des Epiphysenknorpels ausgehend, nach einem mehr oder weniger langen Weg ins Innere des Knochens eindringen. Die Bildungszellen des periostalen Knochens entstehen sehr wahrscheinlich aus Knorpelzellen, welche mit diesen Fasern frei werden und sie begleiten. Der Knochen wächst also in die Dicke auf Kosten eines Materials, das durch das Knorpelgewebe geliefert wird."

An den nicht knorpelig vorgebildeten Bindegewebsknochen, wie auch an den verknöcherten Sehnen der Vögel werden die bogenförmigen Fasern durch Bindegewebs- oder Sehnenbündel ersetzt (p. 427–431). Sie stellen im fertigen Knochen die Sharpeyschen Fasern dar, die in den platten Schädelknochen des Erwachsenen sehr zahlreich sind.

Ranvier scheint anzunehmen, daß alle Sharpeyschen Fasern mit Kalksalzen infiltriert sind, wenigstens erwähnt er nicht das Vorkommen unverkalkter Fasern. Er weist aber darauf hin, daß alle in den Knochen aufgenommenen bogenförmigen Fasern eine von der Verkalkung unabhängige Umwandlung ihrer kollagenen Substanz erfahren (p. 428). Darin sollen sie übereinstimmen mit den Fasern, welche den wichtigsten Bestandteil der verknöcherten Sehnen der Vögel darstellen. Diese wohl den Sehnenbündeln entsprechenden Fasern seien nach Entfernung der verkalkten Teile steif und homogen, nicht geschmeidig wie die gewöhnlichen Sehnenbündel und nicht wie diese auf Querschnitten mit einer Zeichnung versehen, die den Fibrillen oder Fibrillengruppen entspricht. Daraus schließt Ranvier auf eine Umwandlung der kollagenen Substanz.

Die Anschauungen von Ranvier stehen also insofern im Gegensatz zu v. Kölliker, als er eine fibrilläre Textur des gesamten Knochengewebes in Abrede stellt. Er unterscheidet nur enchondral gebildeten Knochen ohne Sharpeysche Fasern und Knochen periostaler Herkunft mit Sharpeyschen Fasern; letztere stammen vom Bindegewebe, auch Sehnen, Bändern und sind eingebettet in eine größere oder geringere Menge von eigentlicher, nicht-faseriger Knochensubstanz.

Eine außerordentlich eingehende und vielfach originelle Schilderung vom Bau und der Entwicklung der Knochen bringt das Handbuch von Renaut (1893). Wir finden darin auch zahlreiche Beobachtungen mitgeteilt, die das hier erörterte Problem betreffen. Die Darstellung ist nach topographischen Gesichtspunkten geordnet, und

Renaut geht nicht von einer präzisen Unterscheidung verschiedener Knochenarten aus. Wohl aber weist er an zahlreichen Stellen auf wichtige Unterschiede sowohl im Bau der Grundsubstanz wie im Aussehen der Zellen des Knochengewebes hin. Auf Grund der hier und da verstreuten Angaben läßt sich Renauts Standpunkt in Kürze dahin zusammenfassen, daß er zwei Arten von Knochengewebe unterscheidet. Diese beiden Knochenarten differieren in mancherlei Punkten, und zwar im Bau der Grundsubstanz, im Aussehen der Zellen, in ihrer topographischen Lagerung und in gewissen Eigentümlichkeiten ihrer Entwicklung. Nach ihren besonders charakteristischen Merkmalen bezeichnen wir die beiden Knochenarten am besten als feinfaserige und grobfaserige. Mit dieser Bezeichnung ist bereits zum Ausdruck gebracht, daß Renaut der Grundsubstanz allen Knochens einen fibrillären Bau zuschreibt.

Bleiben wir zunächst bei der Beschaffenheit der Knochengrundsubstanz, so setzt sich diese nach Renauts Darstellung in allen Fällen zusammen aus Bindegewebsfasern, die in Ossein umgewandelt und dann verkalkt sind, und aus einer Zwischensubstanz, die ebenfalls aus Ossein besteht und von Kalksalzen durchsetzt ist (p. 531). Beim feinfaserigen Knochen sind die in Ossein verwandelten Bindegewebsbündel äußerst fein (p. 509). Gewöhnlich sind sie in der Grundsubstanz nicht sichtbar. An geeigneten Präparaten kann man aber wahrnehmen, wie die Fibrillen aus dem angrenzenden Bindegewebe zwischen den Osteoblastenreihen hindurch (p. 508, 526) in den Knochen eindringen. In dem grobfaserigen Knochen tritt die aus Ossein bestehende Grundsubstanz zurück, und es überwiegen die groben Bindegewebsbündel, die auch nach Abschluß der Ossifikation noch unterscheidbar bleiben. Sowohl die feinen wie die groben Bindegewebsbündel des Knochens bezeichnet Renaut als Sharpeysche Fasern. Diese verlaufen im erwachsenen grobfaserigen Knochen vorwiegend parallel zur Längsachse des Skeletteiles (p. 502, Fig. 184), während sie bei jungen Tieren ein Geflecht bilden und die Textur des Periostes erhalten, aus dem sie herstammen (p. 503). Das Volum der Sharpeyschen Fasern im grobfaserigen Knochen ist um so beträchtlicher, je jünger sie sind, d. h. sie nehmen an Umfang zu, je mehr das Bindegewebe und das Individuum, das sie bildete, dem erwachsenen Zustand sich nähert (p. 508 Anm.).

Eine weitere gemeinsame Eigentümlichkeit der Knochengrundsubstanz des Erwachsenen ist eine konzentrische, lamelläre Zeichnung (p. 480). Ob eine solche im grobfaserigen Knochen junger Tiere fehlt, ist nicht recht ersichtlich (p. 503). Bei näherer Betrachtung aber ist die konzentrische Zeichnung in beiden Knochenarten durchaus nicht gleichartig. Sie beruht beim feinfaserigen Knochen auf einer Zusammensetzung aus Lamellen, die nach bestimmter Präparation abwechselnd homogen und gestreift erscheinen, worauf wir hier nicht näher einzugehen brauchen. Diese Struktureigentümlichkeit fehlt dem grobfaserigen Knochen (p. 504). Dessen sogenannte periphere Lamellen sind Reihen von Streifen, die man auf Knochendurchschnitten von Erwachsenen am äußeren Rand bemerkt. Sie rühren von der allmählichen Verschmelzung der innersten fibrösen Schichten des Periosts her und bestehen aus sehr dicken Sharpeyschen Fasern.

Die Zellen der beiden Knochenarten unterscheiden sich beträchtlich nach Form, Größe und Anordnung. Besonders deutlich sind diese

Unterschiede in den Knochen von Kindern wahrzunehmen. RENAUT macht darüber folgende nähere Angaben (p. 481 Anm., 505). Die Zellen des grobfaserigen Knochens liegen konstant in den Zwischenräumen zwischen den SHARPEYschen Fasern wie die Knochenzellen des Vogelknochens und erinnern dadurch an ihre Herkunft aus dem Bindegewebe. Auf Längsschnitten bilden sie bisweilen kontinuierliche Reihen zwischen den Fasern wie in einer verkalkten Vogelsehne. Die von den Zellen ausgehenden Kanälchen durchbohren niemals die SHARPEYschen Fasern, sondern umschließen sie. Die Form der Zellen ist sehr unregelmäßig. Die einen sind kugelig und entsenden nach allen Richtungen protoplasmatische Fortsätze, die ihnen ein stechapfelartiges Aussehen geben. Andere sind polyedrisch mit membranösen Ausläufern, die in verschiedenen Ebenen zwischen die SHARPEYschen Fasern sich einsenken, sich mehrfach verbreitern und wieder verengern und von ihrem Rand protoplasmatische Fäden entsenden, welche in die Knochenkanälchen sich einsenken. Eine kleine Anzahl von Zellen endlich hat Form und Dimensionen der fixen Bindegewebszellen bewahrt. Diese Zellen sind enorm, mit breiten granulierten protoplasmatischen Fortsätzen, die häufig untereinander anastomosieren, ohne Knochenkanälchen zu durchsetzen. Die Größe aller dieser Knochenzellen ist viel beträchtlicher als in den HAVERSschen Systemen. In diesen sind aber die Zellen, welche an den Periostknochen angrenzen, bei jungen Kindern größer als die übrigen und bilden so eine Art von Uebergangsform. Die Zellen des Periostknochens und der HAVERSschen Systeme anastomosieren oft mit ihren Ausläufern im jugendlichen Knochen, nur ganz ausnahmsweise aber im erwachsenen (p. 488). Typen beider Hauptarten von Knochenzellen zeigen die Figuren 179 resp. 186 und 180 p. 491, 506, 492. Die Zellen des feinfaserigen Knochens haben die Gestalt von Spindeln, deren Längsachse dem Verlauf der Gefäßkanäle des Knochens entspricht (p. 505). Die von den Zellen ausgehenden Fortsätze anastomosieren regellos miteinander und werden in ihrem Verlauf nicht durch die konzentrischen Lamellen beeinflußt.

Was die topographische Verteilung der beiden Knochenarten anbelangt, so bestehen die HAVERSschen Lamellensysteme, der sogenannte Markknochen und die spongiöse Knochensubstanz aus feinfaserigem, die äußeren Grundlamellen aus grobfaserigem Knochen. Beide Knochenarten sind beteiligt an dem Aufbau der sogenannten Intermediärsysteme. Soweit diese Reste HAVERSscher Systeme darstellen, bestehen sie aus feinfaserigem, im übrigen aus grobfaserigem Knochen, so daß hier die Beschaffenheit der Knochengrundsubstanz ein wichtiges Kriterium für die Genese des betreffenden Knochenabschnittes liefert.

Wenden wir uns nun zu dem letzten Punkt, der Entwicklung der beiden Knochenarten, so betont RENAUT ihre Uebereinstimmung darin, daß sie beide auf Kosten von Bindegewebszellen und Bindegewebsbündeln entstehen (p. 509, 510, 532), wenn auch letztere bei der Embryonalentwicklung des Markknochens nicht nachweisbar sind (vergl. p. 510 Anm.). RENAUT faßt deshalb den Knochen als eine Modifikation und zwar als den höchstentwickelten Zustand des geformten Bindegewebes auf (p. 531). Der grobfaserige Knochen wird vom Perichondrium resp. Periost gebildet, während der feinfaserige aus dem Bindegewebe entsteht, welches die den Knochen durch-

setzenden resp. im Markraum gelegenen Gefäße begleitet. Die dabei sich abspielenden Vorgänge werden im einzelnen ausführlich geschildert, sowohl was die ersten Entwicklungsstadien wie die weitere Ausbildung des Skeletteiles unter Mitwirkung von Resorptionserscheinungen betrifft. Die Erscheinungen sind in der Hauptsache die gleichen beim knorpelig vorgebildeten wie beim Bindegewebsknochen. Bei der Bildung beider Arten von Knochengrundsubstanz spielen Osteoblasten eine erhebliche Rolle. Die Fasern des Bindegewebes werden zu Knochenfibrillen resp. SHARPEYschen Fasern. Sehr deutlich ist bei menschlichen Feten aus der letzten Zeit der Schwangerschaft zu sehen, wie die Fasern des Periosts unter Umwandlung in Ossein starr werden und in die sehr groben SHARPEYschen Fasern der äußersten Knochenschichten sich umwandeln, während gleichzeitig die in den Zwischenräumen der Bindegewebsfasern des Periosts gelegenen Zellen zu fetalen Knochenkörperchen werden (p. 467).

Auch RENAUT beschreibt (p. 434—438) wie RANVIER eine Ossifikationsgrube oder encoche périostique d'ossification. Nach seiner Darstellung tritt die Ossifikationsgrube auf, sobald die Erosionslinie der enchondralen Ossifikation die Grenze zwischen Diaphyse und Epiphyse des Skeletteiles erreicht hat. Dann dringt der Rand des periostalen Knochenzylinders in den knorpeligen Gelenkkopf ein und bildet hier eine Rinne, in welche auch Periost und Blutgefäße eintreten und nach welcher die bogenförmigen Fasern — fibres arciformes —, die Fortsetzungen der SHARPEYschen Fasern, konvergieren. Von der Ossifikationsgrube her wuchern in den Epiphysenknorpel die Gefäße ein, welche die Bildung des Epiphysenknochenkernes einleiten. Entsprechend dieser Bedeutung ist die Ossifikationsgrube besonders ausgebildet an solchen Knochen, die Epiphysenkerne besitzen, rudimentär aber oder kaum angedeutet dort, wo solche fehlen. Das fibröse Gewebe der Ossifikationsgrube geht in den Epiphysenknorpel über wie die Achillessehne in den knorpeligen Calcaneus. Die Bindegewebsbündel setzen sich kontinuierlich in die Knorpelgrundsubstanz fort. Zwischen den Bindegewebsbündeln sind nahe der Epiphyse Knorpelzellen in Reihen angeordnet. In einiger Entfernung verlieren sie ihre Knorpelkapseln und werden zu indifferenten Zellen, die schließlich sich an der Bildung der Osteoblasten beteiligen, welche an der Oberfläche der periostalen Knochenbälkchen sich anordnen. Dies geschieht aber erst, nachdem die Ausbildung des ersten periostalen Balkenwerkes zum Abschluß gekommen ist (p. 463, 464)[1].

[1]) Angaben über die Ossifikationsgrube finden sich auch bei SCHWALBE (1876, p. 311) und bei SCHÄFER (1898, p. 279). Letzterer unterstützt seine Schilderung durch zwei Abbildungen, die Figuren 313 und 319 vom Humerus des Schafes. Beide Autoren stimmen überein in der Auffassung der Ossifikationsgrube als einer ringförmigen Einschnürung des Epiphysenknorpels an der Grenze gegen die Diaphyse, ausgezeichnet durch die allmähliche Umwandlung der Intercellularsubstanz und der Zellen der tiefen Periostschicht in die Intercellularsubstanz und die Zellen des Knorpels. SCHWALBE findet, „daß die Bilder, welche die Verbindungsstelle zwischen Periost und Knorpel darbieten, kaum eine andere Deutung gestatten als die, welche BRUCH (Beitr. zur Entw.-Geschichte des Knochensystems, Denkschr. allgem. schweiz. naturf. Ges., Bd. 12, 1852, S. 36) ihnen schon vor Jahren gab, nämlich daß von hier aus der embryonale Knorpel appositionell wächst, indem an ihn sich immer neues Zellenmaterial anlegt, das durch interstitielle Vermehrung der Grundsubstanz allmählich zerstreut wird". Diese Ansicht teilt auch SCHÄFER (1898).

Aehnlich wie an der Ossifikationsgrube soll auch an den Ansatzstellen von Sehnen und Bändern eine Ossifikation durch Vermittelung von Zellen zustande kommen, die vom Knorpel herstammen. Das Ergebnis ist ein grobfaseriger Knochen, dessen SHARPEYsche Fasern die Fortsetzungen der Sehnenbündel resp. Bänder sind. Die Befunde schildert RENAUT (p. 470) ähnlich wie RANVIER, aber ausführlicher.

Die Darstellungen des Knochengewebes in den drei großen Handbüchern von v. KÖLLIKER, RANVIER und RENAUT weichen also in mancherlei Einzelheiten voneinander ab, stimmen aber auch in wichtigen Punkten miteinander überein. Alle drei Autoren lassen die Unterscheidung zweier Hauptarten von Knochengewebe zu, nämlich eines enchondral entstandenen, das lamellär geschichtet ist und keine oder nur feine Knochenfibrillen resp. Fibrillenbündel enthält, und eines perichondral gebildeten Knochengewebes, das nicht immer eine lamelläre Schichtung aufweist und durch den Besitz sehr derber Fibrillenbündel ausgezeichnet ist und deshalb als grobfaserig bezeichnet wird. RANVIER erkennt nur die letzteren groben Fibrillenbündel im Knochen an. Er nennt sie SHARPEYsche Fasern und bestreitet eine allgemein fibrilläre Zusammensetzung des Knochengewebes. v. KÖLLIKER unterscheidet die SHARPEYschen Fasern nicht immer scharf von den übrigen Fibrillenbündeln des Knochens, während RENAUT alle faserigen Bildungen des Knochens als SHARPEYsche Fasern bezeichnet. Der feinfaserige Knochen weist eine Zusammensetzung aus Lamellen auf. Dem grobfaserigen Knochen kommt eine lamelläre Schichtung nur stellenweise zu. Sie fehlt in embryonalen Zuständen, wodurch der Knochen den Charakter des Wurzelstockes bekommt. Nur RENAUT weist darauf hin, daß die lamelläre Zeichnung des feinfaserigen und des grobfaserigen Knochens, soweit bei letzterem überhaupt eine solche vorhanden, ganz verschiedenartig ist und auf verschiedenen Ursachen beruht. Die Zellen des fein- und grobfaserigen Knochens weisen mancherlei Unterschiede auf, wie schon v. KÖLLIKER bei der Beschreibung des embryonalen grobfaserigen Knochens erwähnte und RENAUT später ausführlicher darlegte.

Da also in den Handbüchern keine völlige Einigkeit über die fibrilläre Struktur des Knochengewebes und den Charakter der SHARPEYschen Fasern besteht, erweist es sich zur Klärung als notwendig, der Geschichte dieser Frage in der Originalliteratur etwas gründlicher nachzugehen.

Ueber die wünschenswerte Ausdehnung dieser historischen Studien erhalten wir Aufschluß durch v. KÖLLIKERs Mikroskopische Anatomie vom Jahre 1850 (p. 282—290, 365—381). v. KÖLLIKER beschreibt hier mancherlei Strukturen der Knochengrundsubstanz nach Beobachtungen an Schliffen und entkalkten Schnitten, darunter auch solche, die manche Autoren veranlaßt haben, dem Knochen einen fibrillären Bau zuzuschreiben. Diese Annahme hielt aber v. KÖLLIKER damals für gänzlich unrichtig, wenigstens mit Bezug auf den fertigen Knochen, während er zugab, daß die ossifizierenden Teile zum Teil sehr deutlich faserig sind. Zwei verschiedene Arten von Knochengrundsubstanz unterschied v. KÖLLIKER damals nur insofern, als er darauf hinwies, daß Lamellen nicht notwendig zum Begriff des Knochengewebes gehören, daß vielmehr die Knochensubstanz vieler Tiere, pathologische echte Knochensubstanz und der Zement der Zähne keine Spur von Lamellen erkennen lassen.

Aus diesen Angaben geht hervor, daß die Anschauungen v. Köllikers über den Bau der Knochengrundsubstanz in den Jahren von 1850 bis 1889 sich beträchtlich geändert haben. Wir entnehmen daraus, daß die Frage nach der fibrillären Struktur der Knochengrundsubstanz hauptsächlich durch Arbeiten geklärt wurde, die nach dem Jahre 1850 erschienen. Mit diesen würden wir uns also näher zu beschäftigen haben.

Hinweise auf Beobachtungen, die eine faserige Zusammensetzung der Knochensubstanz erkennen lassen und meist auch richtig gedeutet wurden, ohne allgemeinere Anerkennung zu finden, enthalten die Werke von Bruns (1840, p. 239), Henle (1841, p. 827), Valentin (1842), Arnold (1845, p. 242), Hassal (1846), Tomes (1847, p. 847) [zitiert nach v. Kölliker 1850 und v. Ebner 1875]. Tomes und de Morgan (1853) bestreiten einen fibrillären Aufbau der Knochengrundsubstanz, teilen aber Beobachtungen an Knochenschliffen mit, die offenbar auf Sharpeysche Fasern hinweisen (p. 116, 121, Taf. 7, Fig. 13). Größere Bedeutung erlangten die Schilderungen faseriger Knochenstrukturen, die Sharpey in Quains Lehrbuch gab, und zwar berufen sich v. Kölliker und v. Ebner auf die 5. Auflage von 1843—1846 (Part. II, p. 142)[1]. In der mir vorliegenden 8. Auflage von 1876 schildert Sharpey (Vol. 2, p. 86, Fig. 50), daß an isolierten Knochenlamellen deutlich deren Zusammensetzung aus netzförmig verbundenen Fäserchen zu erkennen ist, die sich ähnlich verhalten wie diejenigen des Bindegewebes. Andere Fibrillen oder Fibrillenbündel durchsetzen vielfach die Lamellen in senkrechter oder schräger Richtung und halten diese untereinander zusammen. Letztere Fasern werden als perforating fibres bezeichnet (p. 87). Sie finden sich selten und nur von geringem Umfang in den Haversschen Lamellensystemen, reichlich dagegen im Zement der Zähne. Sharpey glaubt nicht, daß sie eine physiologische Bedeutung besitzen, und sieht sie nur als eine Modifikation der mechanischen Struktur des Knochengewebes an. Auch bei der Schilderung der intermembranösen und periostalen Ossifikation in Wort und Abbildung weist Sharpey auf Fibrillen als wesentliche Bestandteile der sich entwickelnden Knochengrundsubstanz hin (p. 94 ff., Fig. 55, 62, p. 104).

Die an Sharpey sich anschließenden Autoren berücksichtigen zunächst nur die sogenannten perforating fibres, die nunmehr unter dem Namen der Sharpeyschen durchbohrenden Fasern nach Form und Vorkommen eingehend untersucht werden. Eine Reihe von anderen Forschern bringt zahlreiche Details über den faserigen Bau der sich entwickelnden Knochen, und endlich wird die Frage zum Abschluß gebracht durch die grundlegenden Untersuchungen v. Ebners (1874, 1875).

Unter den die Sharpeyschen Fasern betreffenden Arbeiten haben wir vor allem der Untersuchungen Heinrich Müllers (1860) und v. Köllikers (1860) zu gedenken. Beide Autoren berufen sich auf die von Sharpey gegebene Schilderung der durchbohrenden Fasern in der 6. Auflage von Quains Elements (1856, Vol. 1, p. CXX). Nach H. Müllers Beobachtungen fehlen durchbohrende Fasern fast

---

1) Fol (1896, p. 352) nennt neben Sharpey noch Gagliardi und Troja, aber ohne näheres Zitat, als Autoren, die anscheinend mit der Geschichte der Sharpeyschen Fasern näher verbunden sind.

ganz in der aus jungem weichem Mark hervorgegangenen Knochensubstanz. „In der schwammigen Substanz, in den Lamellen, welche den kompakten Röhren von innen her sich anlagern, in den schön entwickelten HAVERSischen Systemen findet man nur selten Spuren jener Fasern." Dagegen ist die vom Periost gebildete Knochensubstanz im allgemeinen reich an durchbohrenden Fasern, die aber in wechselnder Verteilung und Anordnung sich vorfinden. Sie sind am deutlichsten dort, wo der Knochen eine lamelläre Schichtung aufweist, die aber nicht so rein ist, wie bei der exquisit lamellösen Knochensubstanz, in welcher niemals durchbohrende Fasern vorkommen. Weniger scharf treten die SHARPEYschen Fasern hervor, wenn die lamelläre Schichtung undeutlich ist und die Knochengrundsubstanz mehr einem Filzwerk von Fäserchen gleicht, dessen Knochenkörperchen in Form und Lage unregelmäßig sind. Ferner wies bereits H. MÜLLER nach, daß die SHARPEYschen Fasern zum Teil verkalkt, zum Teil unverkalkt sind und unter ihnen auch elastische Gebilde vorkommen. Er hielt sie demnach für „Züge verdichteter Bindesubstanz — deren Bildung der Anlagerung der Knochenlamellen entweder vorherging oder wenigstens mit derselben zugleich fortschritt —".

Die fast gleichzeitig erschienene Abhandlung v. KÖLLIKERS (1860) zeigt die weite Verbreitung durchbohrender Fasern im Sinne SHARPEYS in den Knochen der Fische, geht aber nur mit wenigen Worten auf die Befunde bei Amphibien und höheren Wirbeltieren ein.

Aus Beobachtungen über faserige Strukturen in kindlichen Schädelknochen erschloß LIEBERKÜHN (1862a), daß die SHARPEYschen Fasern Residuen eines früheren Verknöcherungsstadiums sind. Er sagt ferner: „Alle Knochen des Menschen und der Säugetiere, in denen sie sich finden, verknöchern nicht aus einer homogenen, sondern aus einer mit Struktur versehenen Substanz. Die Struktur ist die der Sehne." (p. 519.) Auch die ausführlichere Abhandlung LIEBERKÜHNS über Knorpelverknöcherung (1862b) enthält einige Angaben über grobe Fasern im periostalen Knochen. RUD. MAIER (1863, vgl. auch 1856) und auch GEGENBAUR (1864, p. 360) schließen sich im wesentlichen den Angaben H. MÜLLERS und v. KÖLLIKERS über die durchbohrenden Fasern SHARPEYS in den Knochen erwachsener Individuen an. MAIER weicht nur insofern in seiner Auffassung ab, als er für alle diese Fasern eine elastische Natur in Anspruch nimmt. Ferner weist zuerst MAIER in ausführlicherer Weise als LIEBERKÜHN auf das konstante Vorkommen faseriger Gebilde in sich entwickelnder periostaler Knochensubstanz beim Menschen hin und zeigt, daß die perforierenden Fasern auf Elemente des Periosts zurückzuführen sind, entsprechend der von H. MÜLLER gegebenen Deutung dieser Gebilde.

Wir gehen damit über zu einer Reihe von Abhandlungen, in welchen wir detaillierte Angaben über den faserigen Bau der sich entwickelnden Knochensubstanz finden. Eine vollständige, lückenlose Aufzählung dieser Untersuchungen ist nur möglich durch Berücksichtigung der gesamten umfangreichen Literatur über Knochenwachstum, da, wie v. EBNER (1875, p. 67) hervorhebt, „wohl keinem der zahlreichen Forscher, welche sich in neuerer Zeit mit dem Ossifikationsprozesse beschäftigt haben, die Tatsache entgangen ist, daß ossifizierendes Gewebe eine bald mehr, bald weniger streifige oder faserige Struktur zeigt". Wir schließen uns der Auffassung v. EBNERS an, welcher fortfährt: „Es würde zu weit führen, aus der umfangreichen

Literatur über Knochenentwicklung alle auf faserige Knochenstruktur sich beziehenden Notizen anzuführen oder die zahlreichen Angaben aus pathologisch-anatomischen Arbeiten zusammenzustellen. Es genügt, im allgemeinen zu konstatieren, daß hierher gehörige Beobachtungen ungemein zahlreich sind." Nur auf einige der wichtigsten Abhandlungen wollen wir nicht unterlassen hinzuweisen. Im Anschluß an LIEBERKÜHN und R. MAIER nennen wir vor allem WALDEYER (1865), LANDOIS (1865) und GEGENBAUR (1867). Aus den Darlegungen WALDEYERS seien namentlich folgende Sätze hervorgehoben (1865, p. 115): „Die Grundsubstanz des echten Knochengewebes ist faserig in dem Sinne, daß sie, gerade wie das Gewebe der Hirnhaut oder der Sehnen, nach Behandlung mit gewissen Agentien, wozu namentlich die Chromsäure gehört, die Tendenz zum fibrillären Zerfall hat; nur sind die Knochenfasern kürzer und starrer. Die faserige Textur ist namentlich deutlich an den durch periostale Verknöcherung gelieferten Knochenmassen. Dort geht häufig die Bildung einer faserigen Grundsubstanz längere Zeit der Verkalkung vorher." GEGENBAUR (1867) schildert unter dem Namen des Wurzelstockes die reiche Beteiligung von Fasern an der ersten periostalen Knochenbildung im Metatarsus des Rindes, bespricht die Teilnahme bindegewebiger Elemente bei der Entwicklung der Schädeldeckknochen des Hühnchens, die Anordnung der SHARPEYschen Fasern in den Knochen einiger Amphibien und erörtert daran anschließend die Beziehungen des Knochengewebes zum Bindegewebe und auch zum Knorpelgewebe.

Den entscheidenden Nachweis der Zusammensetzung der Knochengrundsubstanz aus leimgebenden Fibrillen, die mit den Bindegewebsfibrillen identisch sind, und aus einer sie zusammenhaltenden Kittmasse erbrachte v. EBNER durch seine Abhandlung vom Jahre 1875. Nunmehr besteht kein prinzipieller Gegensatz mehr zwischen den SHARPEYschen Fasern und der Substanz der Knochenlamellen (p. 99). Außerdem konnte v. EBNER feststellen, „wie einzelne Fibrillen aus den Faserbündeln verschiedener aufeinander folgender Lamellen nach der Oberfläche des Knochens mehr weniger schief abbiegen, sich zu einem Bündel von 2—10 μ Dicke sammeln, dann schief oder fast senkrecht durch die Lamellen dringen, um nach kürzerem oder längerem Verlaufe sich entweder abermals in den Lamellen zu verlieren, oder an einer Kittlinie scharf abgebrochen zu endigen oder endlich bis zur Oberfläche des Knochens vorzudringen". Diese Fibrillenbündel sind die SHARPEYschen Fasern, die sich in menschlichen Knochen Erwachsener am häufigsten in den äußeren Schalt- und umfassenden Lamellen vorfinden. In den HAVERSschen Systemen sind die SHARPEYschen Fasern „ziemlich selten" (p. 104). Dagegen besteht in den periostalen Ablagerungen der Knochen von neugeborenen Kindern oder Feten ein reichentwickeltes Geflecht von ziemlich starken Fibrillenbündeln, deren Durchmesser von 2—27 μ schwankt. „Zwischen den Bündeln liegen zahlreiche, oft abenteuerlich gestaltete oder zu mehreren untereinander zusammenhängende Knochenkörperchen." Diese Geflechte von SHARPEYschen Fasern bilden ein Balkenwerk, in dessen Maschenräumen die HAVERSschen Kanäle liegen. Fig. 20 auf Taf. 3 gibt ein anschauliches Bild von diesem Befunde. Das Fasergeflecht entspricht dem Wurzelstock GEGENBAURS. Es stellt offenbar den ältesten Teil der Knochenanlage dar und geht ohne scharfe Grenze über in den jüngeren Teil, der die HAVERSschen Kanäle umgibt.

Hier werden die Faserbündel allmählich zarter, verlaufen mehr der Länge nach „und ordnen sich endlich in lamellöse Schichten, die aber selten regelmäßig in der Faserungsrichtung wechseln, sondern fast ausschließlich dem Verlaufe der HAVERSschen Kanäle folgen. In dieser Knochenpartie liegen Knochenkörperchen in geringerer Zahl und von der regelmäßigen aus den Knochen der Erwachsenen bekannten Gestalt. Einzelne Faserbündel des Wurzelstockes treten aber in unveränderter Dicke mitten durch die lamellös gewordene Umgebung der HAVERSschen Kanäle bis ins Lumen dieser letzteren. — Diese durchbohrenden Fasern sind ziemlich zahlreich und finden sich namentlich massenhaft in den unmittelbar an das Periost grenzenden Knochenschichten, aus welchen sie an die Oberfläche des Knochens treten.“ (p. 105.) Regelmäßige Knochenlamellen wie beim Erwachsenen finden sich in fetalen Knochen kaum in den ersten Andeutungen. Auch Kittlinien sind noch fast gar nicht zu sehen. Nur in der Umgebung der Markhöhle kommen einzelne durch Kittlinien abgegrenzte HAVERSsche Lamellensysteme von undeutlich lamellöser Struktur vor.

Auf Grund seiner Beobachtungen kam v. EBNER (1875, p. 110, 128) zur Aufstellung von vier verschiedenen Typen des Knochengewebes. Sie unterscheiden sich voneinander durch die verschiedene Anordnung der leimgebenden Fibrillen, die v. EBNER als elementare Bestandteile der Knochensubstanz nachwies. Ungeordnete einzelne Fibrillen finden sich an den Anlagerungsflächen der HAVERSschen Lamellensysteme an die Kittlinien (vgl. auch p. 89, 90). Meist aber sind die Fibrillen zu Bündeln zusammengefaßt, deren Dicke bedeutend wechselt. v. EBNER unterscheidet feine Fibrillenbündel von 2—3 μ Durchmesser und grobe Fibrillenbündel. Die feinen Bündel stellen je nach ihrer Gruppierung lamellöses oder parallelfaseriges Knochengewebe dar. Letzteres findet sich an der Grenze des Wurzelstockes im kindlichen Periostknochen. Es besteht aus fast parallel verlaufenden, durch Fibrillenaustausch nach allen Seiten gleichmäßig fest untereinander verbundenen Faserbündeln. Zwischen ihnen sind Knochenhöhlen in ziemlich regelmäßigen Abständen verteilt. Diese sind in der Richtung der Fasern stark verlängert und besitzen einen rundlichen Querschnitt sowie zahlreiche Ausläufer, die senkrecht zur Längsachse der Fasern nach allen Richtungen ausstrahlen. Im lamellösen Knochengewebe bilden die innig untereinander verbundenen Fibrillenbündel zunächst Lamellen. Die einzelnen Lamellen hängen durch Fibrillenaustausch weniger fest untereinander zusammen als die Faserbündel innerhalb der Lamellen. „Die Lamellen wechseln entweder in der Faserungsrichtung, oder es bleibt dieselbe auf weite Strecken dieselbe. Die Knochenhöhlen sind in der Richtung der Faserung stark verlängert, den Flächen der Lamellen entsprechend abgeplattet und meistens in Reihen geordnet. Die Ausläufer der Knochenhöhlen verlaufen vorzüglich nur in einer Richtung, nämlich senkrecht auf die Lamellen.“ Zum lamellösen Knochengewebe gehören auch die durchbohrenden Fasern, die, aus den Lamellen hervorgehend, letztere durchsetzen. Die vierte Art von Knochengewebe endlich ist ausgegezeichnet durch die Zusammensetzung aus gröberen Fibrillenbündeln von wechselnder Dicke. Diese durchflechten sich nach verschiedenen Richtungen im Wurzelstock des kindlichen Periostknochens und bilden niemals Lamellen. v. EBNER nennt diese Art vom Knochengewebe geflechtartig. Die ihm zukommenden Knochenhöhlen sind

zahlreich, sehr unregelmäßig und fließen häufig zusammen. — Am schärfsten charakterisiert unter den aufgeführten vier Typen ist das lamellöse und das geflechtartige Knochengewebe, von denen das erstere im erwachsenen, das letztere im kindlichen resp. fetalen Knochen vorherrscht.

Aus der Literatur der folgenden Jahre bis zum Erscheinen von KÖLLIKERS Handbuch (1889) erwähnen wir nur noch die Abhandlungen von AEBY (1876), SCHWALBE (1877) und TAFANI (1885, 1887). Ersterer entnahm aus der Untersuchung von Schliffserien verschiedenalteriger Knochen des Menschen und zahlreicher Wirbeltiere aller Klassen, „daß zwei ganz verschiedene Formen des Knochengewebes existieren, eine mehr homogene, in Lamellen gegliederte, mit reihenweise geordneten Zellen und eine lamellenlose, grobfaserige, mit äußerst zahlreichen, dichtgedrängten, unregelmäßig liegenden mächtigen Zellen". Beim Neugeborenen bilde der grobfaserige Knochen die Hauptmasse des Skeletteiles und der lamellöse, mehr homogene Knochen finde sich nur spärlich in der Umgebung der Gefäßkanäle. Später werde das lamellenlose Gewebe mehr und mehr eingeschränkt und verliere sich schließlich völlig. Von gewissen Altersstufen an, die bei verschiedenen Tieren wechseln, bilde sich an den meisten Stellen nur noch lamellöser Knochen. Nur an all den Punkten, die sich durch besonders reges Wachstum auszeichnen, so namentlich an den Muskelkanten und Muskellinien, werde auch in späteren Altersstufen noch grobfaseriges, nicht lamelliertes Knochengewebe gebildet. AEBY meint deshalb, es unterliege keinem Zweifel, daß die beiden Formen des Knochengewebes mit einer verschiedenen Energie des Wachstums in Verbindung zu bringen seien. Eine in Aussicht gestellte genauere Erörterung dieser Verhältnisse ist meines Wissens leider nicht erschienen.

Den Ausführungen v. EBNERS und AEBYS über ein verschiedenes Verhalten des Knochengewebes beim Neugeborenen und beim Erwachsenen schließt sich auch SCHWALBE (1877) mit kurzen Worten an.

TAFANI (1885, 1887) versteht unter SHARPEYschen Fasern nur die unverkalkten Bindegewebsbündel, die aus dem Periost in den Knochen eintreten und ausschließlich in dem periostal gebildeten Knochen sich vorfinden. Aus den zahlreichen Einzelheiten, die er auf Grund eines reichen, aber nicht näher angegebenen Untersuchungsmaterials ermittelte, seien hier nur einige hervorgehoben. Die SHARPEYschen Fasern sind besonders reichlich und stark ausgebildet in denjenigen Knochenteilen, die von einem Periost bedeckt sind, an welches sich direkt Muskelfasern ansetzen, oder auch dort, wo das Periost ansehnlich erscheint. Sie fehlen aber an den Einpflanzungsstellen von Sehnen und Bändern. Dies erscheint zuerst überraschend. TAFANI erklärt dies Verhalten aber damit, daß an den Befestigungsstellen starker Sehnen und Bänder das Periost fehlt und daß diese Sehnen und Bänder gegen ihr Ende hin erst faserknorpelig werden und schließlich nahe dem Knochen verkalkt seien. An denjenigen Stellen der Knochenoberflächen, an denen SHARPEYsche Fasern fehlen, vermißt man auch die peripheren Lamellensysteme, und es treten hier die HAVERSschen Systeme bis an die Oberfläche heran.

Als wesentliches Ergebnis dieser etwas ausführlich gehaltenen Uebersicht über die ältere Geschichte unserer Kenntnisse vom fibrillären Bau der Knochensubstanz sei zunächst nur das hervorgehoben.

daß die SHARPEYschen Fasern eigentlich nichts anderes sind als die Fibrillenbündel der Knochengrundsubstanz. Der Name SHARPEYsche Fasern hat nur noch Berechtigung im topographischen Sinne, insofern man damit diejenigen Fibrillenbündel des Knochens bezeichnen kann, die SHARPEY selbst perforating fibres nannte, d. h. die in querer oder schräger Richtung die Lamellen der Knochengrundsubstanz durchsetzen.

Die vorstehend näher geschilderten Anschauungen über den fibrillären Bau der Knochengrundsubstanz haben in den letzten Jahren mehrfach Angriffe erfahren. Als deren Autoren sind vor allem zu nennen ZACHARIADÈS (1889, 1890, 1893), RETTERER (1905, 1906) und NOWIKOFF (1909). Diese Forscher beschäftigten sich näher mit dem histologischen Charakter der kollagenen Knochenfibrillen und der sie vereinigenden Zwischensubstanz. Da die feinere Histologie des Knochengewebes nicht mit in das von uns gewählte Arbeitsgebiet fällt, können wir darauf verzichten, hier eine eingehendere Darstellung der eben genannten Untersuchungen zu geben, die zwar die kollagene Beschaffenheit eines großen Teiles der im Knochen beobachteten fibrillären Strukturen in Abrede stellen, aber die an gewissen Abschnitten des Knochens sich vollziehende Aufnahme von Bindegewebsfibrillenbündeln verschiedener Dicke in die Knochensubstanz nicht bestreiten. Diese Bindegewebsbündel werden sämtlich als SHARPEYsche Fasern bezeichnet. Auch RENAUT gibt zusammen mit DUBREUIL in einer ganz neuen kurzen Abhandlung (1910) zu, daß es ganz regelrechten Knochen gibt, an dessen Aufbau auch nicht die feinste kollagene Fibrille beteiligt ist. In anderen Knochenteilen aber — wenigstens bei Säugetieren — soll eine große Zahl von Bindegewebsfasern in verschiedenen Entwicklungsstadien in die aus amorphem Ossein bestehende Grundsubstanz eingeschlossen sein. Als Knochen ohne jeden Einschluß von Bindegewebsfibrillen erwähnen RENAUT und DUBREUIL an erster Stelle die primären Knochenlamellen enchondraler Herkunft, die an der Oberfläche der Knorpelbalken abgelagert werden. Deren Grundsubstanz zeige sich nach der Entkalkung nur besät mit sehr kleinen, ungleichen Vakuolen, von denen jede einem Körnchen von kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk entspricht, das durch das Entkalkungsmittel entfernt wurde. In dem roten Knochenmark, dem Stützgewebe, in welchem diese enchondralen Knochenlamellen sich entwickeln, konnten RENAUT und DUBREUIL ebenfalls mit keiner Methode die Existenz von kollagenen Bindegewebsfasern nachweisen. Dasselbe gilt für die große perichondrale Knochenschale an der Diaphyse der langen Knochen (Schafembryo von 47 mm Länge) und die etwas später auftretende periostale Knochenbildung (Schafembryo von 65 mm Länge). Auch in diesen beiden Fällen enthalte das Knochenmark keinerlei bereits differenzierte Bindegewebsfibrille zu dem Zeitpunkt, an dem die Osteoblasten die ersten Knochenlamellen bilden. Aus diesen Beobachtungen, im Verein mit anderen hier nicht zu besprechenden über die Bildung von Knochen, dessen Grundsubstanz Bindegewebsfibrillen in verschiedener Anordnung einschließt, kamen RENAUT und DUBREUIL zu folgenden Anschauungen: Der Einschluß von feinen oder groben kollagenen Fibrillen in die Grundsubstanz ist kein wesentliches, sondern im Gegenteil ein durchaus unsicheres Merkmal von Knochenbildungen. Die Osteoblasten produzieren nur amorphes Ossein. Damit imprägnieren sie in ihrem Bereich und

im Verlauf der primären Ossifikation die zwischen den Zellen gelegenen geformten Elemente des Bindegewebes, in welchem der primäre Knochen sich bildet. So werden diese Bindegewebsbestandteile in die Knochengrundsubstanz aufgenommen in dem Zustand, in dem sie eben sind, und in dem Ausbildungsgrad, den sie erreicht haben. Dort, wo noch keine intercellulären Bindegewebsbestandteile gebildet sind, fehlen diese natürlich auch in der Knochengrundsubstanz.

Weiterhin werfen wir noch einen kurzen Blick auf das Zement der Zähne, das von den meisten Autoren als echte oder wenig modifizierte Knochensubstanz bezeichnet wird. Nur LEYDIG (1857, p. 292) faßt das Zement als verkalktes gewöhnliches Bindegewebe auf. Ein näheres Eingehen auf die ausgedehnte Originalliteratur würde uns zu weit führen, und wir beschränken uns hier auf die Angaben in einigen der gebräuchlichen Hand- und Lehrbücher.

Eine sehr ausführliche Beschreibung des Zementes finden wir bei v. EBNER (1899, p. 92—124). Danach zeigt die Grundsubstanz eine fibrilläre Struktur wie die des Knochens. „Doch überwiegen im Zemente Faserbündel, welche senkrecht zur Oberfläche verlaufen und daher wie SHARPEYsche Faserbündel sich verhalten; ja im dünnen Teile des Zementes ist die ganze Grundsubstanz fast nur aus 3–6 μ dicken, senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Bündeln zusammengesetzt, welche dem Zemente eine säulenartige Zeichnung geben. – Solche säulenartige Faserbündel können im dünnen Zemente in einfacher Schicht oder auch in mehreren Lagen übereinander sich finden, welche dann wie Lamellen aussehen, von den typischen Knochenlamellen sich aber wesentlich dadurch unterscheiden, daß die Faserung senkrecht zur Oberfläche und nicht parallel zu derselben verläuft." Häufig sind Faserbündel innerhalb des Zementes unvollständig oder gar nicht verkalkt. „Im dickeren Teile des Zementes finden sich in der Grundsubstanz auch echte Knochenlamellen und mit dem Auftreten von HAVERSschen Kanälen und Knochenlamellen tritt dann völlig das typische Bild des Knochens auf, obwohl auch im dickeren Zemente SHARPEYsche Fasern, namentlich in den innersten und äußersten Teilen, noch in großer Zahl vorkommen." Die Knochenhöhlen des Zementes gleichen im ganzen denen des Knochens. „Was sie auszeichnet, ist einzig ihre sehr wechselnde Zahl, Gestalt und Größe (11—45 μ, selbst 88 μ) und die ungemeine Zahl und Länge (bis 68 μ) ihrer Ausläufer. Die meisten sind länglich-rund und der Längsachse der Zähne gleichlaufend, andere rundlich oder birnförmig." Die Zahl und Anordnung der Knochenhöhlen wechselt nach der Dicke und Lage des Zementes. „In den dünnsten Teilen des Zementes, gegen die Krone hin, fehlen die Knochenhöhlen ohne Ausnahme ganz. Die ersten treten in der Regel gegen die Mitte der Wurzel auf, sind jedoch anfangs noch spärlich und vereinzelt, bis sie gegen das eigentliche Ende derselben immer zahlreicher werden und dann auch nicht selten sehr regelmäßig, wie in den äußeren Lagen der Röhrenknochen, reihenweise in den Zementlamellen drin liegen und ihre meisten Ausläufer nach innen und nach außen senden, was eine gleichmäßig feine Querstreifung des Zementes bewirkt. Breitere Zementlagen alter Zähne haben ungemeine Mengen von Lakunen, doch sind dieselben einem guten Teile nach sehr unregelmäßig, namentlich von der langgestreckten Form." Das Zement alter Zähne wird gewöhnlich von 1—3 von außen her eindringenden HAVERSschen Kanälen durchsetzt. Diese

verästeln sich 2—3mal und endigen dann blind. Ihr enges Lumen enthält nur Gefäße, keine Marksubstanz. Gewöhnlich finden sich an der Wand der Kanäle einige ringförmige Knochenschichten. Das Zement ist mit dem Zahnbein so innig verbunden, daß die Grenze zwischen beiden oft nicht deutlich zu sehen ist. Aber ein Uebergang zwischen den beiden Hartsubstanzen findet nicht statt. Die Entwicklung des Zementes geschieht im wesentlichen nach dem Typus der periostalen Knochenbildung (p. 116).

Aehnlich, nur meist viel kürzer gefaßt, lauten die Darstellungen anderer Autoren (Leydig 1857, p. 290; Waldeyer 1871, p. 341; Toldt 1888, p. 435, Stöhr 1906, p. 219; Gegenbaur 1896, Bd. 2, p. 18; Kopsch-Rauber 1907, p. 32; K. C. Schneider 1902, p. 835; Szymonowicz 1901, p. 158; Renaut 1893, T. 2, 1, p. 374; Schäfer und Symington 1896, p. 36).

Diese Zusammenstellung der wichtigsten Aeußerungen früherer Forscher über den feineren Aufbau des Knochens und des Zahnzementes lehrt, daß über zahlreiche Einzelheiten wesentliche Uebereinstimmung der Meinungen herrscht. Verschiedenheiten treten, abgesehen von den Angriffen auf die Lehre von der allgemein fibrillären Knochenstruktur, die hier nicht weiter erörtert werden sollen, hauptsächlich darin zutage, daß die Einzelbefunde in sehr abweichender Weise gruppiert und zur Darstellung gebracht werden. Das erscheint vielleicht zuerst ziemlich bedeutungslos und gleichgültig, erweist sich aber bei näherem Studium der Frage und der einschlägigen Arbeiten als ein sehr erhebliches Hindernis der Verständigung. Wir können zwei Hauptauffassungen unterscheiden. Nach der einen bildet die lamelläre Struktur des Knochens, nach der anderen die Dicke der Knochenfibrillenbündel das charakteristische Merkmal für die Einteilung der verschiedenen Arten von Knochensubstanzen, wenigstens bei Mensch und Säugern, auf welche sich in der Hauptsache die oben wiedergegebenen Darlegungen beziehen. Am weitesten verbreitet ist die Unterscheidung von lamellösem und geflechtartigem Knochen (v. Kölliker und zahlreiche andere Autoren, namentlich auch die Lehrbücher). Der letztere besteht aus sehr groben Fibrillenbündeln, die sich in verschiedenen Richtungen durchkreuzen und sehr unregelmäßig geformte, große, mit stark verzweigten Fortsätzen versehene Zellen zwischen sich fassen. Oft hängen auch mehrere Knochenzellen untereinander zusammen, so daß größere buchtige Hohlräume entstehen (v. Kölliker, v. Ebner). Diese Knochenart wird dargestellt durch den Wurzelstock der fetalen Knochen, einzelne ganz beschränkte Stellen an den Knochen erwachsener Individuen und den Zement der Zähne. Sie ist reich an Sharpeys perforating fibres und entsteht aus dem Periost. Der lamellöse Knochen besteht größtenteils aus feinen Bündeln leimgebender Fibrillen, die in Lamellen angeordnet sind. Man kann aber zwei Arten von Lamellen unterscheiden, nämlich typische und solche, die weniger deutlich sind (H. Müller, Renaut). Der typische lamellöse Knochen ist enchondraler Herkunft resp. Auskleidung von Haversschen Kanälchen. Er besteht ausschließlich aus ganz feinen Fibrillenbündeln. Dagegen entsteht der undeutlich lamellöse Knochen aus periostalen Ablagerungen. Er umschließt öfters grobe Fibrillenbündel ähnlich wie der geflechtartige Knochen. Beide Unterarten des lamellösen Knochens

können SHARPEYsche perforating fibres enthalten. Doch sind diese nach verschiedenen Angaben im ausschließlich feinfaserigen lamellösen Knochen nur selten. Die Zellen beider Arten von lamellösem Knochen unterscheiden sich von denen des geflechtartigen Knochens. Sie sind aber auch untereinander nicht gleichartig, sondern die Zellen des undeutlich lamellösen Knochens periostaler Herkunft gleichen mehr denen des geflechtartigen Knochens nach Form, Größe und Lagerung (RENAUT).

Wählt man aber, wie dies in nicht deutlicher Weise RANVIER und RENAUT tun, nicht die lamelläre Struktur, sondern die Dicke der Knochenfibrillenbündel als Einteilungsprinzip, so unterscheidet man Knochen mit ausschließlich feinen Fibrillenbündeln, feinfaserigen Knochen, und solchen, der neben feinen auch grobe Fibrillenbündel enthält, grobfaserigen Knochen. SHARPEYsche perforating fibres kommen im feinfaserigen Knochen gar nicht (GEGENBAUR, RANVIER) oder nur ganz selten vor (H. MÜLLER, V. KÖLLIKER, SHARPEY), regelmäßig aber im grobfaserigen Knochen. Der letztere ist periostaler Herkunft und zeigt undeutliche Lamellen oder ist lamellenlos und geflechtartig (Zement, Wurzelstock). Der feinfaserige Knochen wird von dem die Gefäße des Markraumes oder der HAVERSschen Kanäle begleitenden Bindegewebe gebildet und zeigt ausgeprägt lamelläre Struktur. Die undeutliche, lamelläre Zeichnung, die gelegentlich im grobfaserigen Knochen und Zement beobachtet wird, ist anderer Art und durch andere Struktureigentümlichkeiten bedingt als im feinfaserigen Knochen (RENAUT, V. EBNER). Die Zellen des feinfaserigen und des grobfaserigen Knochens zeigen charakteristische Unterschiede, die namentlich am geflechtartigen, grobfaserigen Knochen deutlich, am lamellösen, grobfaserigen Knochen aber weniger ausgeprägt sind (RENAUT).

Es wäre nunmehr zu prüfen, welche von diesen beiden Auffassungen sich als die rationellere, das Verständnis am meisten fördernde erweist. Aus dem Gesagten ist bereits ersichtlich, daß die Einteilung in lamellösen und geflechtartigen Knochen eine wesentlich morphologische, die Unterscheidung von feinfaserigem und grobfaserigem aber auch gleichzeitig eine genetische ist, da sie auf die Entstehung aus dem die Knochengefäße begleitenden Bindegewebe oder aus dem Periost hinweist. Beide Einteilungsprinzipien sind gleichzeitig funktioneller Natur, da die verschiedene Anordnung und Dicke der Fasern natürlich auch die Leistungsfähigkeit der betreffenden Knochensubstanz bestimmt.

Der, soweit mir bekannt, einzige V e r s u c h e i n e r f u n k t i o n e l l e n B e t r a c h t u n g v e r s c h i e d e n e r A r t e n v o n K n o c h e n g e w e b e rührt von ROUX her (1885, p. 499 ff.; 1895, p. 227 ff.) und knüpft an die Unterscheidung von wesentlich fetalem grobfaserigen, geflechtartigen und später auftretendem lamellösen Knochengewebe an. ROUX erörtert den Anteil, den die Teilauslese an der normalen Ontogenese nehmen oder im Lauf der Phylogenese genommen haben kann. Als Beispiel führt er an, daß „an Stellen, wo öfters Zug einwirkt (— —), von verschiedenen daselbst befindlichen Zellen vielleicht bloß solche sich zu erhalten vermögen, welche sich durch Bildung zugfester Substanz, also faserigen Bindegewebes, gegen diese Einwirkung zu schützen vermögen; während da, wo neben Druck und Zug auch starke Verschiebung der Substanzschichten

gegeneinander (Abscherung —) stattfindet, bloß Zellen übrigbleiben, welche durch Bildung von Knorpelgrundsubstanz, als des geeignetsten Mittels, sich dagegen genügend zu schützen imstande sind. Noch empfindlichere Zellen können sich durch Bildung starrer Intercellularsubstanz von Knochengrundsubstanz Ruhe verschaffen, aber nur an Stellen, wo sich bereits die für die Bildung dieser Substanz nötigen Vorbedingungen: ein gewisser Schutz vor Abscherung bei Wirkung reinen Druckes oder des Wechsels von reinem Druck und Zug vorfinden. (Zu diesem Schutz vor Abscherung ist ziemliche Ruhigstellung der Gegend, d. h. Schutz vor gröberen Deformationen nötig, wie er in der Umgebung verkalkten Knorpels oder an der Oberfläche der knorpeligen Diaphysen sich findet; auch die Bildung faserigen Bindegewebes, welche ein Vorläufer des geflechtartigen Knochengewebes ist, dient in dieser Weise.)" Der an den Stellen verringerter Abscherung zuerst gebildete Knochen ist geflechtartiger, und erst nach ihm „kann nach dadurch hergestellter noch größerer Ruhe und dadurch bedingter Reinheit der Zug- und Druckbeanspruchung die Bildung ‚lamellösen Knochens' einsetzen und letztere dann sukzessive weiterschreiten, indem durch die vorhandene Knochenlage immer eine nächste Nachbarschaft ‚ruhig gestellt' wird". Nach diesen Darlegungen von Roux würde also nicht die Unterscheidung von feinfaseriger und grobfaseriger Knochensubstanz, sondern von geflechtartigem und lamellösem Knochen vielsagender sein, da der geflechtartige dem lamellösen nicht bloß ontogenetisch, sondern auch phylogenetisch vorangehen würde.

Eine Bestätigung dieser Auffassung suchen wir in der vergleichenden Anatomie des Knochengewebes, über die wir uns nunmehr einen Ueberblick zu verschaffen suchen. Wir wenden uns zuerst an die Hand- und Lehrbücher der Zoologie, vergleichenden Anatomie und Histologie; die Ausbeute ist hier keine beträchtliche.

Die zusammenfassenden Darstellungen von Leydig (1857, 1864, 1885) enthalten verschiedene Hinweise auf Differenzen im feineren Bau der Knochen, namentlich bei niederen Wirbeltieren, nehmen aber keine Rücksicht auf deren faserige Strukturen. Fol (1896, p. 352) beschränkt sich auf die Erwähnung des Vorkommens Sharpeyscher Fasern, unterscheidet aber nicht verschiedene Arten von echtem Knochengewebe bei den Wirbeltieren. Jede Erwähnung faserigen Aufbaues im Knochengewebe fehlt in der histologischen Uebersicht des Lehrbuches von R. Hertwig (1900, p. 73), ferner bei Vogt und Yung (1889), Wiedersheim (1902). Nur kurz wird darauf hingewiesen bei Claus-Grobben (1905, p. 104).

Ein näheres Eingehen auf die verschiedenen Erscheinungsformen des Knochengewebes der Wirbeltiere finden wir bei Gegenbaur (1898, p. 200 ff.), vermissen hier aber eine scharfe Unterscheidung verschiedener Knochenarten in den Skeletteilen der Amphibien und Amnioten. Gegenbaur gibt an, daß von den Amphibien an nach aufwärts im Stamme der Wirbeltiere die Knochenzellen nur nach Größendifferenzen erkennen lassen, dagegen in Gestalt und Anordnung übereinstimmen im Gegensatz zu den Befunden bei Ganoiden und Teleostiern. Die Knochengrundsubstanz kann eine Schichtung aufweisen. Sie ist im allgemeinen nach Art der Cuticulae von epithelartig angeordneten Osteoblasten abgeschieden worden. Aber, fährt Gegenbaur fort, „nicht das gesamte in der Knochensubstanz

bestehende Material baut sich aus osteoblastischer Abscheidung auf. Schon bei Fischen zeigt sich ein Einschluß sklerosierter, d. h. ähnlich der Knochensubstanz chemisch-physikalisch beschaffener Fasern oder Faserzüge, welche vorher Bindegewebe waren. An solchen Teilen ward die Knochensubstanz deponiert, und sie erlangen allmählich deren Beschaffenheit, so daß man annehmen möchte, sie würden von jener Substanz durchtränkt. Die faserigen Bindegewebszüge durchsetzen dann meist in senkrechter Richtung die Knochenlamellen und sind als SHARPEYsche durchbohrende Fasern bekannt. Mit dem eingeschlossenen sklerosierenden Bindegewebe werden auch Formelemente desselben eingeführt, welche dann Knochenzellen zu werden scheinen. — Aus diesem Verhalten entspringt eine Beziehung des Knochengewebes zum Bindegewebe, welches wir vielfältig, wahrscheinlich gleichfalls unter dem Einflusse von Osteoblasten, in Verknöcherung finden .... Der Uebertritt von Bindegewebe in die Knochensubstanz, wie er in der Bildung der SHARPEYschen Fasern sich zeigt, vermittelt jene Zustände, in welchen umfänglichere bindegewebige Teile direkt ossifizieren. Man pflegt sich das als eine Umwandlung von Bindegewebszellen in Knochenzellen und Sklerosierung der fibrillären Intercellularsubstanz vorzustellen."

Nachdem wir so gesehen haben, daß die größeren zusammenfassenden Werke versagen bei der Beantwortung unserer Frage nach den genetischen Beziehungen zwischen grobfaseriger und feinfaseriger Knochensubstanz, sehen wir uns um nach speziellen Abhandlungen, welche die Phylogenese des Knochengewebes behandeln. Hier sind vor allem die Arbeiten von KLAATSCH (1890) und von RÖSE (1897) zu berücksichtigen.

KLAATSCH (1890, p. 233 ff.) hat zum erstenmal versucht, im Anschluß an seine ausgedehnten Untersuchungen über die Hartsubstanzen der Fischschuppen eine zusammenfassende Darstellung zu geben über die stammesgeschichtliche Bedeutung einer Reihe bei verschiedenen Wirbeltieren beobachteter Hartsubstanzgewebe. Den Ausgangspunkt für seine Betrachtungen liefern die Plakoidorgane der Selachier mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ontogenese, da ihre Phylogenese in völliges Dunkel gehüllt ist. KLAATSCH führt aus, daß, wie bei der Ontogenese der Plakoidorgane, so jedenfalls auch in der Stammesgeschichte zuerst die Epidermis auf einen von außen kommenden Reiz hin begonnen hat, an bestimmten Stellen durch basale Abscheidung eine Hartsubstanz, den Schmelz, zu liefern. Von der Epidermis aus setzte sich die Fähigkeit zur Bildung von Hartsubstanzgeweben auch auf das daruntergelegene Mesoderm fort, sei es durch eine chemische Einwirkung des Schmelzes auf die mesodermale Grundsubstanz oder möglicherweise durch eine Beteiligung der zelligen Elemente (p. 236).

KLAATSCH hält es für angemessen, alle im Mesoderm gebildeten Hartsubstanzen dem Knochengewebe zuzurechnen, das demnach in sehr verschiedenen Modifikationen auftreten kann. Die Bezeichnung Dentin möchte KLAATSCH nicht für einen bestimmten histologischen Charakter des Gewebes reservieren, sondern nur im topographischen Sinne gebrauchen, wenn eine bestimmte Modifikation des Knochengewebes in Zahnbildungen vorkommt (p. 241). In den Plakoidorganen der Selachier liegen bereits verschiedene Formen von Knochengewebe vor, die in engem genetischen Zusammenhang zueinander stehen, Zweige eines gemeinsamen Stammes, einseitige Differenzierungen

eines indifferenten Zustandes sind. Das ursprüngliche Verhalten des Knochengewebes und den Ausgangspunkt für alle weiteren Differenzierungen sieht Klaatsch darin, daß indifferente, embryonale Mesodermzellen sich epithelartig aneinander lagern und an ihrer Oberfläche eine homogene oder wenigstens nicht von nachweisbaren Kanälchen durchzogene Masse abscheiden, die später durch Aufnahme von Kalksalzen erhärtet. Solch indifferentes Knochengewebe, dem seine Bildungszellen außen anliegen, findet sich in der oberflächlichen Schicht der Basalplatte der Plakoidorgane; es findet sich ferner in den frühesten Stadien der Knochenentwicklung bei den Knochenfischen.

Eine weit verbreitete Modifikation des Knochengewebes sehen wir in der Hartsubstanz des Plakoidschuppenstachels zuerst auftreten. Es ist das Dentin der Autoren, eine homogene Masse, die zwischen dem Schmelz und der Oberfläche des mesodermalen Schuppenkeimes erscheint und von Kanälchen durchzogen wird, welche Ausläufer der die Hartsubstanz abscheidenden Zellen enthalten. Das Vorhandensein resp. Fehlen der Dentinkanälchen bildet den einzigen Unterschied zwischen dem Dentin und dem primitiven Knochengewebe der Plakoidschuppe. Dieselben, noch auf embryonaler Stufe stehenden Mesodermzellen des Schuppenkeimes liefern die beiden Hartsubstanzen. Die Zellen des Spitzenteiles stehen noch in primitiven Beziehungen zur Epidermis und werden zu Odontoblasten, welche Ausläufer in die von ihnen abgeschiedene Hartsubstanz entsenden. Die Zellen des Basalteils dagegen entbehren der Beziehungen zur Epidermis, sie liegen beiden Oberflächen der von ihnen abgeschiedenen Hartsubstanz außen an, ohne mit Ausläufern in sie einzudringen, und stellen Osteoblasten dar. Als Reste naher ursprünglicher Beziehungen zwischen dem ektodermalen Schmelz und dem mesodermalen Knochengewebe deutet Klaatsch einige Beispiele von innigen Zusammenhängen zwischen Schmelz und Dentin. Knochengewebe mit Kanälchen, welche den Zahnbeinröhren gleichen, findet sich auch in den basalen Teilen mancher Haifischzähne (Vasodentin Owens), in den Schuppen und Kopfknochen bei Ganoiden und in den Schuppen von Teleostiern (Barbus). Das Dentin ist die ontogenetisch und phylogenetisch zuerst auftretende mesodermale Hartsubstanz des Plakoidorgans.

Eine weitere Bereicherung erfährt das Knochengewebe durch Aufnahme von Bindegewebsfasern in seine anfangs homogene Grundsubstanz, die weit verbreiteten Sharpeyschen Fasern. Sie finden sich zuerst in der tiefen Schicht der Basalplatte der Plakoidorgane und dienen zur Befestigung der Schuppe in der Haut. An den Schuppen der übrigen Fische gewinnt das Bindegewebe immer mehr Anteil an der Bildung des Knochengewebes. In welcher Weise dies geschieht, ist schwer zu entscheiden. Klaatsch meint: „Zur Erklärung der tatsächlichen Befunde eignet sich am besten die Vorstellung, daß im Anschluß an das indifferente Skleroblastenmaterial Elemente des Bindegewebes skleroblastische Funktion gewinnen, daß gleichsam ein Reiz von Zelle zu Zelle sich fortpflanzt. Wenn eine Knochenplatte, im Bindegewebe sich ausdehnend, zwar die Bestandteile der Grundsubstanz, nicht aber die Zellen des Bindegewebes umschließt, so kann dies in dem Sinne gedeutet werden, daß differenzierte Bindegewebszellen sekundär zu Skleroblasten wurden (Selachier). Wo hingegen ein indifferentes Zellenmaterial eine Hartsubstanz abscheidet,

die in ihrer fibrillären Struktur dem umgebenden Bindegewebe gleicht, jedoch keine Zellen umschließt, da wird der Vorstellung Raum gegeben, daß Abkömmlinge der Bindegewebszellen in noch nicht völlig differenziertem Zustande zu Skleroblasten wurden (Teleostier)." Die schwierige Vorstellung einer Reizfortpflanzung von Zelle zu Zelle und einer Funktionsänderung der Bindegewebszellen wäre vielleicht zu ersetzen durch die Annahme einer Kontinuität des Zellenmaterials, das den ersten Knochen schafft, und einer Verbreitung dieser Skleroblasten über den Organismus auf der Bahn des Bindegewebes. Das an SHARPEYschen Fasern reiche Knochengewebe ist weit verbreitet in den Schuppen, aber auch in dem inneren Skelett der Fische (Acanthopterygii).

Die bisher aufgeführten Modifikationen des Knochengewebes, das homogene, das von Dentinröhrchen durchzogene und endlich das mit bindegewebigen Fasern ausgestattete sind sämtlich zellenlos. Die Bildungszellen liegen der Hartsubstanz außen an. Ein weiterer Fortschritt zu höheren Einrichtungen bahnt sich dadurch an, daß Bildungszellen in die von ihnen und ihren Nachbarzellen abgeschiedene Knochengrundsubstanz aufgenommen werden. Dies kann bei allen dreien von uns besprochenen Modifikationen des Knochengewebes geschehen.

Ein homogenes, zellenhaltiges Knochengewebe zeigen z. B. die Hautossifikationen der Störe und die äußere Schuppenschicht vieler Teleostier. In niederen Zuständen entbehren die Zellen noch einer bestimmten Anordnung.

Zellenhaltiges Knochengewebe, das sowohl Zahnbeinkanälchen wie SHARPEYsche Fasern enthält, wurde wiederholt in Schuppen und Kopfknochen der Ganoiden beschrieben. Hier beginnt auch bereits eine regelmäßige Anordnung der Knochenkörperchen, welche eine lamelläre Schichtung der Knochengrundsubstanz andeutet. Zahnbeinkanälchen fehlen in den Wirbeln von Amia, während im übrigen der Befund mit den Kopfknochen übereinstimmt. Viele, namentlich physostome, Teleostier zeigen dieselben Verhältnisse der Knochenstruktur wie die Ganoiden. Ein zellenhaltiges Knochengewebe mit SHARPEYschen Fasern und ohne Dentinkanälchen baut das innere Skelett der Physostomen auf. Noch näher auf die Erscheinungsformen des Knochengewebes bei Teleostiern einzugehen, würde uns zu weit von unserem Ziele abführen. Die Zusammenhänge der niederen Zustände des Knochengewebes mit den Einrichtungen bei Amphibien und höheren Wirbeltieren werden in der Abhandlung von KLAATSCH nicht erörtert.

Auch RÖSE (1897) behandelt diese Frage nicht näher. Er erwähnt nur kurz (p. 22), daß er auf großen Umwegen zu der Ueberzeugung gelangt sei, „daß auch bei den Säugetieren die drei Hartgebilde Zahnbein, Zement und Knochen nur Abänderungen einer und derselben Gewebsart sind, welche sich dadurch kennzeichnet, daß in eine von zahlreichen leimgebenden Fibrillen durchzogene Grundsubstanz Kalksalze eingelagert werden". Im übrigen hält auch RÖSE echtes Zahnbein für das älteste Hartgewebe der Wirbeltiere. Seine speziellen Schilderungen betreffen zahlreiche verschiedene Hartsubstanzen in den Zähnen, namentlich der Fische, die echtes Zahnbein und typisches Knochengewebe miteinander verbinden. Besonders erwähnt sei von diesen Hartsubstanzen hier nur das Vitrodentin, eine Art des Zahnbeines, die weder Dentinkanälchen noch Zellen enthält.

Die soeben in ihrem Inhalt kurz skizzierten Abhandlungen über die Phylogenese der Hartsubstanzen im Wirbeltierkörper bringen uns zwar viele Einzelheiten und Erwägungen über deren Zusammenhänge, aber ebensowenig wie die Hand- und Lehrbücher eine befriedigende Antwort auf unsere Frage nach den genetischen Beziehungen der verschiedenen Modifikationen des Knochengewebes im Körper der Amphibien und Amnioten. Es ist deshalb notwendig, uns einen Ausgangspunkt für weitere Forschungen zu suchen, indem wir uns etwas eingehender mit den niedersten Erscheinungsformen des Knochengewebes beschäftigen.

Alle knöchernen Skelettbildungen sind auf das Integument zurückzuführen. Hier tritt in der Stammesgeschichte zuerst Knochengewebe auf, und seine einfachsten Zustände lernen wir in den Plakoidorganen der Selachier kennen (Gegenbaur, 1898, p. 200). Diese uns bekannten niedersten Zustände eines dermalen Skelettes stellen nicht einen Anfang im absoluten Sinne dar, sondern sind schon außerordentlich komplizierte Gebilde, die eine lange Geschichte hinter sich haben (Gegenbaur 1898, p. 152). Jedenfalls aber müssen wir versuchen, von diesen Bildungen auszugehen, wenn wir die Hartsubstanzen im inneren Skelett der Wirbeltiere richtig verstehen wollen. Das allmähliche In-die-Tiefe-Wandern integumentaler Skelettbildungen zeigen uns die Stachelbildungen mancher Selachier, Teile des Skelettes, namentlich des Kopfskelettes von Ganoiden und Teleostiern sowie das Skelett der Mundhöhle bei Amphibien (Gegenbaur 1898, p. 200).

Wie schon oben bei Besprechung der Untersuchungen von Klaatsch erwähnt wurde, bestehen die Plakoidorgane der heute lebenden Selachier aus drei verschiedenen Hartsubstanzen, die man gewöhnlich als Schmelz, Dentin und Zement unterscheidet. Der Schmelz ist ein Abscheidungsprodukt basaler Epidermiszellen. Ueber seine Beschaffenheit und seine genetischen Beziehungen zu dem Zahnschmelz höherer Formen ist noch nicht völlige Einigung unter allen Forschern erzielt (R. Burckhardt 1902, p. 353). An dem Aufbau des knöchernen inneren Skelettes hat der Schmelz offenbar keinen Anteil und kann deshalb bei unseren weiteren Betrachtungen unberücksichtigt bleiben. Die beiden anderen Hartsubstanzen aber, Zahnbein und Zement, entstehen in den oberflächlichsten Lagen des Corium aus anscheinend mesodermalen Elementen und erfordern eine eingehendere Betrachtung, da sie als die niedrigsten uns bekannten Erscheinungsformen des Knochengewebes der Wirbeltiere gelten. Der gleichartige Ursprung von Zahnbein und Zement, ihr inniger Zusammenhang im fertigen Plakoidorgan und mancherlei Analogieen im feineren Bau gaben, wie wir schon bei Klaatsch gesehen haben, Anlaß, diese beiden Gewebsarten als nahe zusammengehörig zu betrachten und sie dem Knochengewebe im allgemeinen zuzurechnen (Fol 1896; Gegenbaur 1898, Bd. 1, p. 151, Bd. 2, p. 37, 38; Wiedersheim 1902, p. 35 ff., 344).

Grundlegende Untersuchungen über den Bau der Plakoidorgane wurden von Hertwig (1874) veröffentlicht. Als Material derselben dienten erwachsene Tiere von Mustelus laevis, Acanthias vulgaris, Carcharias glaucus und Scymnus lichia, ferner Embryonen von Mustelus laevis, Acanthias vulgaris und americanus, Carcharias glaucus und Heptanchus cinereus. Aus Hertwigs Darstellung erfahren wir folgendes über die uns interessierenden Hartsubstanzen des Selachierintegumentes:

Das Dentin bildet die Hauptmasse der Plakoidschuppe (p. 340). Es ist eine im ganzen homogen aussehende durchscheinende Substanz, die von gröberen und feineren Röhrchen durchzogen wird. Letztere strahlen von der zentral gelegenen Pulpahöhle des Plakoidorgans in die Peripherie aus und zeigen Eigentümlichkeiten nach Zahl, Verlauf, Verzweigung usw., die wir hier übergehen können. Eine andere Struktureigentümlichkeit der Grundsubstanz besteht in zwei Arten von Streifungen. Die eine derselben wird auf Sagittalschnitten des Plakoidorgans hie und da sichtbar durch abwechselnd hellere und dunklere bogenförmige Streifen, die, untereinander parallel, die Konturen der Pulpahöhle und der Schuppenoberfläche wiederholen. Auf Horizontalschnitten erscheinen dieselben Streifen als größere und kleinere konzentrische Ringe um die zentrale Höhle. Diese Streifen sind breit und an Zahl gering. Viel feiner und zahlreicher sind die ebenfalls abwechselnd hellen und dunklen Streifen der zweiten Art. Sie stehen senkrecht zur Oberfläche der Plakoidschuppe und sind besonders deutlich in der Spitze des Schuppenstachels. Beide Arten von Streifen führt Hertwig auf eine Schichtung der Grundsubstanz zurück und bezeichnet sie deshalb als Schichtungsstreifen. „Stellt man sich das durch sie angedeutete Strukturverhältnis körperlich vor, so besteht der Schuppenstachel in dem einen Falle, wenn wir nur die an erster Stelle beschriebenen Streifen berücksichtigen, aus einer Anzahl um eine zentrale Höhle herumgelegter Schalen, in dem anderen aus feinen, aufeinander geschichteten Plättchen, die nach der Spitze der Plakoidschuppe zu kontinuierlich an Größe abnehmen." Die erste Art von Schichtungslinien fand Hertwig namentlich deutlich in Selachierzähnen (p. 367).

Endlich beobachtete Hertwig noch in der sonst homogenen Grundsubstanz namentlich an der Basis des Stachels kleine kugelige Räume, die mit den Kanälchen nicht zusammenhängen und einen anscheinend unverkalkten, weicheren Inhalt besitzen. Diese Bildungen vergleicht Hertwig mit den Interglobularräumen im Zahnbein der höheren Tiere (p. 342).

Die erste Anlage der Schuppe bildet ein aus der Wucherung direkt unter der Basalmembran gelegener Zellen hervorgegangener Zellhaufen. Dieser Zellhaufen wird zur Schuppenpapille, aus deren oberster Zellschicht wahrscheinlich als Ausscheidungsprodukt das Dentin entsteht. Die dentinbildenden Zellen dringen zum Teil mit Ausläufern in die gebildete Substanz ein. Sie stellen eine epithelähnliche, aber von dem darunterliegenden Gewebe nicht scharf gesonderte Zellenlage dar (p. 356, 362).

Das Zement bildet die Basalplatte der Plakoidschuppe (p. 347). Zur Untersuchung seines feineren Baues fand Hertwig in Chromsäure entkalkte Schuppen für besonders geeignet, da bei dieser Art der Entkalkung das Bindegewebe nicht aufquelle. An derartigen Präparaten bemerkt man, daß das Zement aus einer homogenen Grundsubstanz und darin eingelagerten Bindegewebsfasern besteht. Die homogene Substanz geht in das Dentin der Schuppe allmählich über, doch dringen die Enden der Dentinröhrchen gar nicht oder nicht weit in die Zementgrundsubstanz ein. Gegen das Bindegewebe der umgebenden Cutis aber setzt sich die Grundsubstanz durch einen deutlichen feingezackten Rand ab. Die in die Zementgrundsubstanz eingelagerten Bindegewebsfasern stammen aus dem angrenzenden

Corium her. „Unter ihnen springen auf Durchschnitten am meisten Bündel in die Augen, welche, senkrecht aufsteigend, in die Basalplatte an ihrer unteren Fläche als deutlich wahrnehmbare Stämme eintreten. In der Basalplatte zerfallen sie in kleinere Zweige, die sich verflechten und an der Grenze gegen die röhrchenführende Dentinsubstanz verschwinden. Sie sind es besonders, welche die Schuppe im Integumente so äußerst festhalten. Auf einem Horizontalschnitt durch die Platte werden diese senkrecht aufsteigenden Bündel quer durchschnitten und erscheinen dann als Kreise von Pünktchen in der übrigen homogenen Substanz. — Außer diesen aufsteigenden Bündeln sieht man im Basalplattengewebe noch horizontal verlaufende. Von diesen zieht ein Teil in paralleler Richtung zu einem Sagittal- resp. Querschnitt, ein anderer Teil aber in rechtwinklig entgegengesetzter Richtung, so daß man ihre Querschnitte erblickt." Die angrenzende Lederhaut besteht aus regelmäßigen horizontalen Lamellen, deren jede eine Schicht von parallel angeordneten Bindegewebsbündeln darstellt. Die Bündel zweier benachbarter Schichten kreuzen sich im rechten Winkel (p. 333). Diese Lamellen werden von senkrecht aus der Tiefe gegen die Epidermis aufsteigenden isolierten Bindegewebsbündeln durchsetzt, die sich weiter in die Grundsubstanz der Basalplatte fortsetzen und auf Durchschnitten besonders in die Augen fallen. Es zeigt sich also, daß im Zement der Basalplatte dieselben Fasersysteme wie in der benachbarten Lederhaut existieren. Deshalb bezeichnet Hertwig das Basalplattengewebe als verknöchertes Bindegewebe. Er faßt dies als ein besonderes Gewebe gegenüber dem Dentin auf, obgleich keine Trennungslinie zwischen beiden besteht. Auf Schliffen durch Plakoidorgane sieht man an Stelle der Bindegewebsfasern luftgefüllte Kanäle und an mit Natronlauge isolierten Schuppen werden die Fasereintrittsstellen als Löcher kenntlich. Daraus ist zu schließen, daß diese Bindegewebsfasern innerhalb des Zementes nicht verkalkt sind.

Das Zahnzement der höheren Wirbeltiere faßt Hertwig ebenfalls als verknöchertes Bindegewebe mit darin als Knochenkörperchen eingeschlossenen Zellen auf. Zahnzement und Schuppenzement dienen in ganz übereinstimmender Weise der Verbindung zwischen Dentin und Corium.

Die ersten Stadien der Basalplattenentwicklung konnten an den von Hertwig untersuchten Embryonen nicht beobachtet werden. Die Basalplatten stellten bereits dünne verkalkte Platten dar, aus deren ausgebuchtetem Rand einzelne Bindegewebsfasern hervorragen. „In den Ausbuchtungen des Plattenrandes liegen dicht aneinander Zellen, welche einen epitheliumartigen Beleg desselben bilden" (p. 357).

Auch der oberen und unteren Fläche der in den obersten Coriumlamellen horizontal ausgebreiteten dünnen homogenen Schuppenplatte liegen kleine Zellen langgestreckt an. „Diese sind Abkömmlinge der zwischen den Cutislamellen befindlichen Bindegewebszellen" (p. 358). Daraus schließt Hertwig, daß das Zement durch eine Verknöcherung von Bindegewebslagen gebildet wird (p. 362). Schon in den beobachteten jüngsten Stadien geht das Dentin unmittelbar in das Zement der Basalplatte über (p. 357).

Auch die Zähne der Selachier sind durch eine mit dem Basalplattenzement durchaus übereinstimmende Substanz in der Schleimhaut befestigt. „Zellen kommen in diesem Gewebe selbst nicht vor, dagegen finden sich an der Unterseite der Platte zwischen den Binde-

gewebsbündeln sternförmige Zellen, welche mit kurzen Ausläufern eine Strecke weit in den Fuß des Zahns eindringen." In dem Mangel von Zellen sieht HERTWIG im Vergleich mit dem Zahnzement höherer Formen nur eine niedrigere Entwicklungsstufe des Zementes (p. 375).

Die Entwicklung von Dentin und Zement der Haifischzähne hat HERTWIG ebenfalls näher untersucht. Die Vorgänge sind im Grunde durchaus dieselben wie an den Plakoidschuppen (p. 384).

Eine Ergänzung der HERTWIGschen Untersuchungen bringt die Abhandlung von KLAATSCH (1890), über deren allgemeine Resultate wir bereits oben berichtet haben.

KLAATSCH schien besonders das Wesen der Hartsubstanz der Basalplatte, die ohne scharfe Grenze in das Zahnbein übergeht und von HERTWIG als verknöchertes Bindegewebe oder Zement bezeichnet wurde, der Aufklärung zu bedürfen.

Nach seiner Schilderung (1890, p. 106—117) vollzieht sich der Aufbau eines Plakoidorgans aus mesodermalen Hartsubstanzen in folgender Weise: Die unter der Epidermis gelegene Cutis besteht aus einer oberflächlichen und einer tiefen Schicht. In letzterer sind die derben Bindegewebsbündel in Lamellen angeordnet, zwischen welchen spindelförmige Zellen liegen. In der oberflächlichen Schicht sind die Zellen durch eine reichliche, zarte ungeordnete Fibrillen enthaltende Grundsubstanz voneinander getrennt. Die erste Anlage der Plakoidschuppe erscheint in der oberflächlichen Cutisschicht als ein Haufen rundlicher protoplasmatischer Zellen, die dicht beieinander liegen, nur durch eine spärliche, nicht fibrillär differenzierte Grundsubstanz voneinander getrennt und durch allmähliche Uebergänge an den Rändern der Anhäufung mit den Elementen der oberflächlichen und tiefen Cutisschicht verbunden. Dieser Schuppenkeim sondert sich später in einen oberflächlichen, gegen die Epidermis vordringenden Teil, die Anlage des Schuppenstachels, und in einen tiefen, in die Fläche sich ausbreitenden Abschnitt, die Anlage der Basalplatte. An der Oberfläche des die Anlage des Schuppenstachels darstellenden Zellhaufens ordnet sich eine Reihe von Zellen epithelartig an und scheidet nach außen gegen den Schmelz hin Hartsubstanz ab, welche von Ausläufern der absondernden Zellen durchzogen wird. So entsteht ein Hohlkegel von Dentin um den Spitzenteil des Schuppenkeims. Von hier schreitet die Abscheidung der Hartsubstanz nach der Tiefe hin fort. Auch die Zellen des basalen Teiles betätigen sich als Skleroblasten und liefern die Hartsubstanz der Basalplatte. Die epithelartige Anordnung der Skleroblasten setzt sich von dem Spitzenteil der Schuppenanlage auch in den Basalteil fort, hält sich aber hier nicht mehr an die dem Epithel der Epidermis zugewandte Oberfläche des Zellhaufens, sondern dringt in dessen Inneres selbst ein, so daß die erste Hartsubstanzlamelle des Basalteiles an ihrer äußeren und inneren Oberfläche von einer Skleroblastenreihe bedeckt ist. Auf diese Weise entsteht eine oberflächliche Schicht der Basalplatte. Diese verdickt sich dann durch Hinzutreten einer tiefen Schicht. Letztere ist das Produkt skleroblastisch wirksamer Zellen aus dem tiefsten Teil der Schuppenanlage, der an die Oberfläche der tiefen lamellären Cutisschicht angrenzt. Zwischen diesen Zellen ist bereits eine fibrillär differenzierte Zwischensubstanz ausgebildet, und diese Fibrillen werden mit in die Hartsubstanz der tiefen Basalplattenschicht aufgenommen. Sie fehlen aber in der oberflächlichen Schicht. Stets bleiben auch in der Basal-

platte wie im Spitzenteil die Skleroblasten an der Oberfläche der von ihnen abgeschiedenen Hartsubstanz, das gesamte Gewebe der Basalplatte unterscheidet sich aber dadurch vom Dentin, daß es nicht wie dieses von Zellausläufern durchzogen wird. Die Hartsubstanzen des Dentins und der oberflächlichen und tiefen Basalplattenschicht gehen ohne scharfe Grenzen ineinander über.

In neuerer Zeit hat Studnička (1906, p. 338) die kollagenen Fibrillen im Zahnbein und Knochen mit Hilfe der von Bielschowski erfundenen Silberfärbung ganz besonders deutlich zur Darstellung gebracht. Nach derartigen Präparaten gibt er eine Beschreibung und Abbildung des Fibrillenverlaufs in einer fertigen Plakoidschuppe von Scyllium und schildert denselben auch von einem in der Entwicklung begriffenen Plakoidorgan eines Embryo von Spinax niger. Die Fibrillen von Basalplatte und Dentin gehen ineinander über und stehen in direktem Zusammenhang mit den Bindegewebsfasern des Corium. So sieht man hier deutlich, „daß der Zahn, abgesehen von seiner Schmelzschicht, fast nichts anderes ist als eine an ihrer Oberfläche verkalkte bindegewebige Papille“. Auch bei v. Korff (1910) finden sich einige kurze Angaben über die fibrilläre Struktur des Dentins von Selachierzähnen (Acanthias vulgaris).

Aus den Untersuchungen von Hertwig und Klaatsch geht also in übereinstimmender Weise hervor, daß die integumentalen Skelettbildungen der Selachier aus drei verschiedenen Hartsubstanzen bestehen, dem am meisten oberflächlich gelagerten, von Epidermiszellen abgeschiedenen Schmelz, dem darunter gelegenen, von bestimmten Cutiselementen abgeschiedenen Dentin und dem in die Lederhaut eingebetteten, durch Verknöcherung des Bindegewebes entstandenen Zement. Alle diese drei Hartsubstanzen sind zellenlos. Es sind aber in die Grundsubstanz des Knochengewebes der Wirbeltiere von den Amphibien an nach aufwärts stets Zellen eingelagert, und es erhebt sich nun die Frage, welche von den drei Hartsubstanzen der Plakoidschuppe unter Einlagerung von Zellen zum zellführenden Knochengewebe höherer Formen sich umgebildet haben mag. Hertwig selbst hat einen grundlegenden Beitrag zu dieser Frage geliefert in seinen „Untersuchungen über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle“ (1874). Mit diesen Untersuchungen wollen wir uns zunächst etwas näher beschäftigen. Das Material derselben bilden Larven und erwachsene Exemplare von Siredon pisciformis, Salamandra maculosa, Triton, Rana esculenta und Pelobates fuscus.

Die ausgebildeten Zähne bestehen wie bei Selachiern aus drei Arten von Hartsubstanzen, dem Schmelz, dem Dentin und dem Zement.

Die Schilderung des feineren Baues des Schmelzes können wir hier übergehen. Das Dentin ist zellenlos, von Kanälchen durchzogen. Schichtungsstreifen, wie sie bei Selachiern beobachtet wurden, fehlen im Dentin der Amphibien (p. 59). Zwischen den aus Dentin und Zement bestehenden Teilen des Zahnes findet sich gar keine oder nur eine unvollkommene Abgrenzung, aber eine histologische Verschiedenheit (p. 48). Das Zement unterscheidet sich vom Dentin durch den Mangel der Zahnbeinröhrchen. „Auch ist seine Grundsubstanz nie so gleichmäßig homogen wie diejenige des Dentins, sondern erscheint auf Längsschnitten undeutlich streifig und faserig, auf Horizontalschnitten dagegen fein punktiert und körnig. Ferner findet

man bei allen Amphibien einzelne Zellen als Knochenkörperchen in dieselbe eingeschlossen. Die Quantität der eingeschlossenen Zellen ist nach den einzelnen Arten sehr verschieden." Sie ist sehr gering bei Siredon und den Salamandrinen. Hier finden sich einzelne Zellen nur in den tiefsten Teilen des Zahnkegels in unmittelbarer Nachbarschaft des Knochens, mit dem die Zähne verbunden sind. Sehr viel zahlreichere Zellen enthält das Zement bei den Batrachiern. Aber auch hier bestehen regionäre Verschiedenheiten. Die Zellen sind am zahlreichsten in den tiefer gelegenen Teilen des Zements und nehmen an Zahl nach aufwärts gegen das Dentin zu immer mehr ab. „Die Knochenkörperchen sind von runder oder ovaler Form und hängen, wie die Betrachtung unentkalkter Zähne lehrt, durch feine, sich verästelnde Ausläufer untereinander zusammen (Taf. 3, Fig. 12). Durch ihre Form unterscheiden sie sich auf Frontal- und namentlich auf Horizontalschnitten auffallend von den Knochenkörperchen des Skelettknochens (Taf. 2, Fig. 14 *r*). Während letztere schmal, langgestreckt und der Oberfläche des Knochens parallel in einer Richtung verlaufen, sind erstere mehr gleichmäßig rund und größer und sind mehr der Oberfläche der Zahnhöhle in der Richtung der Längsachse des Zahnes parallel gerichtet" (p. 62).

Das im Innern des Zahnkegels gelegene bindegewebige Pulpagewebe trägt an seiner Oberfläche eine zusammenhängende, von dem unterliegenden Gewebe nicht scharf abgesetzte epithelähnliche Schicht. Deren spindelförmige Elemente schicken Ausläufer in die Dentinröhrchen und stellen hier Odontoblasten dar, während eine kontinuierlich mit ihnen zusammenhängende Osteoblastenschicht der Innenfläche des Zementes dicht angeschmiegt ist, ohne mit Ausläufern in die Hartsubstanz einzudringen (p. 66). Das zahlreiche Zellen einschließende Zement der Batrachierzähne gleicht in seinen histologischen Eigenschaften dem der Säugetierzähne, und das zellenarme Zement von Siredon und Salamandrinen stellt den Zusammenhang mit dem zellenlosen Basalplattengewebe der Selachierzähne resp. Plakoidschuppen her.

Die histologischen Vorgänge, die zur Bildung der verschiedenen Hartsubstanzen der Amphibienzähne führen, sind nach Hertwigs Darstellung (p. 79) dieselben wie bei Entwicklung der Selachier- und Säugetierzähne. Was speziell das Zement betrifft, so wird angegeben, daß es „teils direkt als Abscheidung einer zelligen Anlage (Zementmembran), teils durch Verknöcherung des den Zahn umgebenden Bindegewebes" entsteht (p. 155). Die erste Anlage des Zementes ist ein homogener Streifen, ausgeschieden von spindelförmigen Zellen, die wie eine Osteoblastenschicht dem Zementstreifen angelagert sind (p. 77). „In welcher Weise in das Zement beim Frosch Zellen miteingeschlossen werden, und wie die Verwachsung der Zähne mit dem Skelettknochen und untereinander geschieht, wurde nicht beobachtet. Es scheint dieses Stadium sehr rasch vorüberzugehen und der Beobachtung daher weniger zugänglich zu sein."

Sehr ausführliche Angaben macht Hertwig (p. 31, 32) über den histologischen Charakter der vom knorpeligen Primordialcranium der Amphibien durch eine bald geringere, bald stärkere Bindegewebsschicht getrennten Belegknochen. Sie scheinen ihm besonders bemerkenswert durch ihre geringe morphologische Individualisierung, die sich in mehreren Punkten ausspricht. „So vermißt man an denselben ein besonderes Periost, indem der Knochen an seiner Peripherie

in das umgebende Bindegewebe kontinuierlich übergeht. Sein Rand ist meistens fein ausgezackt; die Zacken verlieren plötzlich ihre homogene Beschaffenheit und gehen in fibrilläres Gewebe über. Mit dem Periost fehlt zugleich auch eine zusammenhängende Osteoblastenschicht. Nur hier und da trifft man eine isolierte Zelle dem Knochenrand anliegen und mit Ausläufern in ihn eindringen. Dieselbe unterscheidet sich aber in nichts von einer anderen Bindegewebszelle. Eine weitere Eigentümlichkeit der Amphibienknochen ist das Fehlen der Haversschen Kanäle in denselben (Anmkg. Auf diesen Punkt macht Leydig aufmerksam. Anatom.-histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien, S. 105), so daß die ganze Ernährung von der Knochenoberfläche aus geschehen muß. Nur in einzelnen Knochen, wie im Angulare des Unterkiefers, im Maxillare und im Intermaxillare, findet sich im Innern ein größerer Markraum vor, der mit Fettzellen und mit lymphoiden Zellen erfüllt ist und höchst wahrscheinlich Blutgefäße enthalten wird. Was den Bau des Knochengewebes selbst anbetrifft, so sind Knochenkörperchen im allgemeinen nur spärlich vorhanden und hängen durch feine sich verästelnde Ausläufer untereinander zusammen. Die Grundsubstanz des Knochens ist nicht vollständig homogen, indem man zwischen den Zellen zahlreiche Pünktchenkreise von verschiedener Größe wahrnimmt (Taf. 5, Fig. 7). Die meisten besitzen die Größe eines Knochenkörperchens. Nach Färbungen in Hämatoxylin oder Karmin treten sie, da sie sich geringer färben als die homogene Substanz, etwas schärfer hervor. Ein Schnitt gewinnt hierbei ein etwas maschiges Aussehen, wobei die Lücken durch die erwähnten Pünktchenkreise gebildet werden. Man findet diese Pünktchenkreise bei verschiedenen Knochen und an verschiedenen Stellen desselben Knochens in wechselnder Menge. Sie können nichts anderes als die Durchschnitte von Bündeln von Bindegewebsfibrillen sein, die weniger als das umgebende Gewebe sklerosiert, vielleicht auch nicht verkalkt sind. Wie aus diesen Befunden hervorgeht, steht das Knochengewebe der Amphibien auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe als dasjenige der höheren Wirbeltiere. Dies zeigt sich sowohl in dem Vorherrschen von bindegewebigen Bestandteilen in der Grundsubstanz, als auch besonders in der geringen morphologischen Individualisierung der einzelnen Knochen: in dem Mangel besonderer zur Ernährung der zentralen Partieen bestimmter Haversscher Kanäle, in dem Mangel einer das Wachstum des Knochens vermittelnden Osteoblastenschicht und in dem Mangel einer blutgefäßreicheren Gewebsschicht, des Periostes, durch welches der höher differenzierte Knochen der Säugetiere von den umgebenden Bindegewebsschichten als ein besonderes Organ schärfer sich absetzt."

In eingehender Darstellung zeigt Hertwig, daß die Belegknochen des Amphibiencranium und ebenso des Amniotenschädels aus in die Tiefe verlagerten Basalteilen von Zähnen resp. Plakoidorganen hervorgehen und somit histologisch aus Zement bestehen (p. 108, 120, 191, 200). Ihre erste Anlage stellt bei Amphibien ein sklerosiertes, zellenloses Bindegewebe dar, das später selbständig weiter sich entwickelt unter der Tätigkeit von Osteoblasten, die dann auch zum Teil in die Grundsubstanz miteingelagert werden (p. 111, 136). In einem besonderen Kapitel seiner Abhandlung beschäftigt sich Hertwig mit der Frage, ob die enchondralen, sogenannten primären Schädelknochen aus Deckknochen sich ableiten lassen, also im letzten Grunde auch auf das

Zement der Basalplatten zurückzuführen sind. Verschiedene Gründe bestimmen ihn dazu, diese Möglichkeit abzulehnen. Hier soll nicht näher darauf eingegangen, sondern nur erwähnt werden, daß HERTWIG auf „die verschiedenen histologischen Eigenschaften" des primären und sekundären Knochens hinweist, deren nähere Schilderung in einer späteren Arbeit in Aussicht gestellt wird (p. 196). Diese Arbeit ist meines Wissens leider nicht veröffentlicht worden.

Nach diesen Ausführungen von HERTWIG würden wir am Cranium der Amphibien und höheren Wirbeltiere zwei genetisch und histologisch verschiedene Knochenarten zu unterscheiden haben. Die eine Knochenart findet sich in den durch enchondrale Ossifikation verknöcherten Schädelabschnitten. Ueber ihre Herkunft und histologischen Eigentümlichkeiten fehlen nähere Angaben. Die zweite Knochenart baut die perichondral entstehenden Knochen auf; sie ist ihrer Bildungsweise nach unter der Einwirkung von Osteoblasten sklerosiertes Bindegewebe, hat, jedenfalls in niederen Zuständen, eine grobfaserige Beschaffenheit und geht aus den Basalplatten der Plakoidorgane der Selachier hervor. Sie besitzt infolgedessen nahe Beziehungen zum Zement der Zähne. Auch WIEDERSHEIM (1902, p. 36) leitet das knöcherne Binnenskelett der Wirbeltiere im Grunde von der Basalplatte der Plakoidorgane her, wie dies von HERTWIG für die Kopfknochen der Wirbeltiere ausgeführt wurde. GEGENBAUR (1898) sieht zwar ebenfalls in den Plakoidorganen den Ausgangspunkt für die Verbreitung des Knochengewebes im Innern des Körpers, betont aber die weite Entfernung der uns bekannten Gebilde von den ersten Anfangszuständen und stellt nicht die Basalplatte in den Vordergrund bei der stammesgeschichtlichen Ableitung des knöchernen Binnenskelettes. Er geht nicht näher auf die Einzelheiten dieser Frage ein und berührt auch nur kurz die histologische Seite derselben. Das Gewebe der Basalplatte und das ihm entsprechende Zement der Zähne bezeichnet GEGENBAUR als Knochensubstanz (Bd. 1, p. 151, Bd. 2, p. 37). Er gibt an, daß eine Strecke der Lederhaut durch Ossifikation in den dem Dentin benachbarten Coriumschichten in die knöcherne Basalplatte der Plakoidschuppe umgewandelt wird und daß das Zement des Zahnes ebenfalls durch Sklerosierung der bindegewebigen Unterlage des Zahnes entsteht (p. 36). Als eine Modifikation dieses Gewebes bezeichnet GEGENBAUR (Bd. 2, p. 38) das Dentin, dessen von verschiedenen Kanalbildungen durchsetzte Hartsubstanz im ganzen mit der des Knochens übereinstimmt. Dentin und Basalplattengewebe resp. Zement gehen ineinander über und werden beide als verschiedene Modifikationen des primitiven Knochengewebes angesehen. Von dieser Anschauung ausgehend, führt GEGENBAUR (Bd. 1, p. 201) aus, daß die von Osteoblasten nach Art der Cuticulae abgeschiedene Knochensubstanz in niederen Zuständen, vielen Knochenteilen von Fischen, homogen sich darstellt. Ein Fortschritt wird dadurch gegeben, daß Fortsätze der Knochenbildungszellen, in Porenkanälchen eingeschlossen, die Grundsubstanz durchziehen. Derartige Einrichtungen liegen namentlich im Dentin vor. Die Ausbildung der Osteoblastenfortsätze und Porenkanälchen tritt in größter Mannigfaltigkeit auf. Werden auch die Grundsubstanz abscheidenden Zellen ganz von der Grundsubstanz mitumschlossen, so entsteht Knochengewebe. Auch dieses zeigt außerordentlich wechselnde Zustände nach Zahl, Form und Anordnung seiner Zellen, namentlich bei Ganoiden und

Teleostiern. Von den Amphibien an beständen im wesentlichen nur noch Größendifferenzen der Zellen.

Die wichtigsten Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Untersuchungen, über die wir soeben eingehend berichtet haben, lassen sich in folgendem zusammenfassen: In den niedrigsten uns bekannten Formen knöcherner Gebilde, wie wir sie in den Plakoidorganen und Zähnen der lebenden Selachier vor uns sehen, tritt das Knochengewebe bereits in verschiedenen Modifikationen auf, die ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. Das Dentin ist am oberflächlichsten gelegen und stellt eine von Kanälchen durchzogene, anscheinend homogene Masse dar. Offenbar besteht das Dentin, ebenso wie das Dentin der höheren Formen, aus feinen Fibrillen (Studnička 1906, v. Korff 1910). Nach der Tiefe zu setzt sich das Dentin in Zement fort. Letzteres entbehrt der Kanälchen und erscheint in seiner oberen Lage homogen, während es in seinen tieferen Teilen gröbere Bindegewebsbündel einschließt, die aus dem benachbarten Bindegewebe in es übertreten. Ob die oberflächlichen Zementlagen nicht auch aus feinsten leimgebenden Fibrillen sich zusammensetzen, müßte erst noch durch neue Untersuchungen entschieden werden. Dentin sowohl wie Zement sind zellenlos. Indem die Plakoidorgane in die Tiefe rücken und mit dem knorpeligen Skelett in Verbindung treten, liefern sie die Zähne und das knöcherne Skelett der Amphibien und amnioten Wirbeltiere. Hier werden auch Zellen in das Zement aufgenommen. Das Zahnzement wie auch die ersten Knochenplatten, welche auf der vom primitiven Knorpelskelett gelieferten Unterlage sich ausbreiten, gehen aus dem Zement der Basalplatte der Plakoidorgane hervor. Wie dieses stellen sie eine von groben Bindegewebsbündeln durchsetzte Hartsubstanz dar, die aber jetzt auch verästelte Zellen von sehr unregelmäßiger Form einschließt und offenbar dem uns bereits bekannten grobfaserigen geflechtartigen Knochengewebe entspricht. Das Dentin des Plakoidorganes finden wir an den Zähnen als wesentlichen Bestandteil der Zahnkrone in anscheinend nicht erheblich modifizierter Form wieder. Ob das Dentin aber auch am Aufbau des inneren Skelettes beteiligt ist, wissen wir nicht. Wir können also nur sagen, daß das an groben Bindegewebsbündeln reiche, geflechtartige Knochengewebe die phylogenetisch älteste Form der verschiedenen Arten von Knochensubstanzen im Körper der Amphibien und höheren Wirbeltiere darstellt.

Es erhebt sich ferner die Frage, ob das feinfaserige und lamellöse Knochengewebe erst im Stamme der Amphibien zur Ausbildung gelangt, oder ob seine Vorläufer bereits unter den Vorfahren der Amphibien aufgefunden werden können. Diese Frage findet eine überraschende und völlig entscheidende Antwort durch eine neue kurze Mitteilung von Gebhardt (1907). Gebhardt fand bei der Untersuchung von Schliffen durch den Panzer fossiler Placodermen [1]), daß in den tieferen Teilen dieses Panzers ein zellhaltiges Knochengewebe vorkommt, das aus lamellär angeordneten Bindegewebsbündeln besteht, vielfach den Einschuß Sharpeyscher Fasern zeigt und zahlreiche Haverssche Gefäßkanäle enthält, die von einem Mantel typisch geschichteten Knochengewebes umhüllt sind. Auch geflechtartiges Knochen-

1) Eine eingehende Darstellung der bestehenden Anschauungen über die Stellung der Placodermen im Stammbaum der Wirbeltiere und ihre Beziehungen zu Fischen und Amphibien findet sich bei Lubosch (1910, p. 226—238).

gewebe ist an manchen Stellen deutlich zu erkennen. Dieses, soweit bekannt, geologisch älteste Beispiel von knöchernen Skelettgebilden bietet demnach einen Aufbau, der in weitgehender Weise mit der Knochenstruktur der höchsten rezenten Wirbeltiere übereinstimmt. Wie es sich erklärt, daß die Plakoidorgane der heute lebenden Selachier eine einfachere Zusammensetzung aus Hartsubstanzen aufweisen als die Panzer der Placodermen, muß hier außer Diskussion bleiben. Wir müssen aber festhalten, daß die verschiedenen Formen des geflechtartigen und lamellösen Knochengewebes bereits ganz früh im Stamme der Wirbeltiere auftreten und von hier auf die höheren Formen vererbt wurden. Jedoch finden sie sich bei den letzteren ebensowenig wie bei Fischen in allgemeiner Verbreitung. Aus den Angaben von Hertwig und einigen anderen Mitteilungen in der Literatur, auf die wir später ausführlicher zurückkommen, wissen wir, daß manche Amphibien einen sehr einfachen Aufbau ihrer Skeletteile aufweisen, und schöpfen daraus die Hoffnung, durch nähere Untersuchung dieser Verhältnisse in der relativ hochstehenden Gruppe der Amphibien noch wichtige Aufschlüsse über die genetischen Beziehungen des grobfaserigen und feinfaserigen, geflechtartigen und lamellösen Knochengewebes erhalten zu können.

Wir kommen zur zweiten Frage. Diese betrifft den Aufbau der Röhrenknochenkompakta und die Entstehung der Haversschen Kanäle. Sie wurde angeregt durch das Bestreben, für den ontogenetischen Entwicklungsgang der Röhrenknochenkompakta und der Haversschen Kanäle beim Menschen und den größeren Säugern eine Erklärung durch die Stammesgeschichte und gleichzeitig möglichst durch biologische Verhältnisse zu geben.

Vergegenwärtigen wir uns zuerst den Ablauf der ontogenetischen Prozesse bei der Ausbildung der Kompakta der Röhrenknochen der Säuger und des Menschen in seinen Grundzügen, wie er uns durch zahlreiche Beobachtungen bekannt ist. Wir folgen dabei der Darstellung der neueren Lehrbücher. Zuerst bildet sich um die knorpelige Anlage des Skeletteiles in bestimmter Ausdehnung eine knöcherne Scheide, die an ihren beiden Enden in die Länge wächst und bis zu einem gewissen Grade an Dicke zunimmt durch fortschreitende Auflagerung konzentrischer Knochenlamellen auf die zuerst gebildete, an Länge zunehmende Knochenschale. Später schreitet das Dickenwachstum in ungleichmäßiger Weise fort, indem auf der Außenfläche des Knochenrohres in wechselnden Abständen leistenförmige Knochenvorsprünge entstehen, welche rinnenartige Vertiefungen der Knochenoberfläche zwischen sich fassen. Die Rinnen erhalten später einen Abschluß nach außen und werden zu Kanälen dadurch, daß die Ränder der Leisten sich verbreitern und untereinander verschmelzen. Auf der Außenfläche der so entstandenen Kanalwandungen erheben sich neue Leisten, deren Ränder sich wieder unter Umschließung von Kanälen vereinigen, und in gleicher Weise schreitet das Dickenwachstum des Skeletteiles fort, bis schließlich das Ganze umfassende Grundlamellen einen Abschluß bringen. Die von den Knochenleisten umschlossenen, relativ weiten Kanäle enthalten gefäßführendes Bindegewebe und nehmen bald an Weite ab, dadurch daß an ihren Wandungen Knochensubstanz in Schichten sich ablagert, bis das Lumen

auf ein Minimum reduziert wird[1]. Der Skeletteil hat also vorübergehend einen sehr lockeren Bau und wird erst später durch die Ablagerung der HAVERSschen Lamellensysteme kompakt.

Durch diesen Ablauf der Ontogenese wird also relativ rasch und unter großer Ersparung von Knochensubstanz ein voluminöser, aber an Hartsubstanz armer Skeletteil erzielt, dessen weiterer Ausbau unter Erhöhung seiner mechanischen Leistungsfähigkeit erst später und allmählich sich vollzieht. In der raschen Herstellung der äußeren Form des Skeletteiles ohne Rücksicht auf seine Widerstandskraft müssen wir die Bedeutung der ontogenetischen Vorgänge erblicken. Wir erkennen also hier die Schnelligkeit des Wachstums als den die morphologischen Verhältnisse beherrschenden Faktor.

Daneben aber erhebt sich die Frage, welche Rolle die Vererbung im Ablauf der Ontogenese hier spielt, inwieweit die embryologischen Prozesse stammesgeschichtliche Stadien reproduzieren. Ueber diesen Punkt existiert neben einer Reihe von Einzelangaben keine umfangreiche Literatur.

Ueber den, soweit uns bekannt, ältesten Versuch, das Verhalten der Gefäßkanäle mit anderen Eigentümlichkeiten des Knochenbaues in Verbindung zu bringen und dasselbe vergleichend-anatomisch zu betrachten, geben folgende Worte von BRUCH (1852, p. 120) Auskunft: „Ob die Zahl der Markkanälchen in einem konstanten (umgekehrten) Verhältnis zu der der Knochenkörperchen und Kanälchen stehe, wie derselbe Autor (TOMES, Todds Cyclopaedy, Vol. 3, p. 850, Fig. 451, 456, Ref.) angibt, ist mir nicht ausgemacht. Dieselben finden sich in allen Klassen, und scheint mir ihr Vorkommen und ihre Häufigkeit von der Dicke abzuhängen, welche die sekundären (periostalen, Ref.) Knochenpartieen erreichen. Aus diesem Grunde scheinen sie mir bei Fischen und Batrachiern im allgemeinen weniger verbreitet als bei den beschuppten Amphibien und Vögeln und bei diesen spärlicher als bei den Säugetieren und dem Menschen." In einer ganz kurzen Abhandlung teilte ferner BAUR (1885) mit, daß nach seinen Beobachtungen bei allen höheren Vertebraten von den Amphibien bis zu den Säugern die Ossifikation der langen Knochen in übereinstimmender Weise vor sich geht. Er unterschied drei aufeinander folgende Stadien, denen er auch phylogenetische, nicht nur ontogenetische Bedeutung zuschreibt, indem er zeigt, daß es Wirbeltierformen gibt oder gab, bei denen die langen Knochen im ausgewachsenen Zustand noch auf dem Standpunkt eines der drei Stadien sich befinden. Im ersten Stadium ist ein Skeletteil in Form eines Knorpelzylinders in der Mitte von zwei periostalen Gewebsschichten umschlossen. Einen solchen Befund hat BAUR nie bei erwachsenen Vertebraten beobachtet. Er könnte bei Fischen vorkommen. Im zweiten Stadium tritt, wenn ich BAUR recht verstehe, zwischen der inneren Periostschicht und dem Knorpelzylinder eine periostale Knochenlamelle auf, und im dritten Stadium wuchern Teile der inneren Periostschicht durch die Knochenlamelle an mehreren Punkten in der Mitte des Skeletteiles hindurch und dringen in den

[1] Der Abscheidung der HAVERSschen Lamellensysteme geht, wie SCHWALBE (1877) beschreibt, ein Stadium der Erweiterung der HAVERSschen Räume, die aus der ersten periostalen Knochenbildung hervorgingen, voraus. Auf diese spezielleren Verhältnisse der Kompaktaentwicklung sei hier nur kurz gewiesen. Ein genaueres Studium der einschlägigen Literatur ist, wie gesagt, nicht beabsichtigt.

Knorpelzylinder ein. Beispiele für diese beiden Stadien 2 und 3 beobachtete BAUR bei erwachsenen Urodelen.

Nur in GEGENBAURS vergleichender Anatomie (1898, Bd. 1, p. 202, 212 ff.) finden wir eine zusammenhängende, wenn auch nur in großen Zügen gehaltene Darstellung vom Aufbau knöcherner Gebilde. GEGENBAUR unterscheidet drei Typen, die er als Kleinbau, Hohlstruktur und Großbau bezeichnet.

Im Kleinbau wird die zuerst abgeschiedene einfache Knochenlamelle durch weiter hinzutretende gleichartige Schichten verstärkt, und es entsteht auf diese Weise eine kompakte Knochenmasse mit konzentrisch geschichteten Lamellen. Hierbei wird eine bedeutende Menge von Knochensubstanz verbraucht. Das ist im Interesse des Gewichtes der Skeletteile und der Ersparnis an Knochensubstanz nur durchgeführt bei den kleinen Knochen von Tieren geringer Körpergröße, bei denen bereits eine geringe Zahl von Knochenlamellen dem Skeletteil eine Festigkeit verleiht, die seiner funktionellen Beanspruchung genügt. „Das primitive Verhalten bleibt in diesem Befunde mehr oder minder gewahrt, wenn auch in der Schichtendisposition mancherlei andere, hier nicht zu berührende Verhältnisse konkurrieren." Beispiele für den Kleinbau bieten manche Knochen von Ganoiden und Teleostiern, sowie die Röhrenknochen kleiner Amphibien, Sauropsiden und Säuger. „Auch im Kleinbau finden sich nicht selten vereinzelte HAVERSsche Lamellensysteme vor, namentlich bei älteren Tieren, wie auch schon bei Amphibien solche getroffen werden —" (p. 204). Dieser Befund ist so entstanden, daß durch Resorptionsvorgänge ein die einheitlich konzentrisch geschichteten Knochenlamellen durchsetzender weiter Kanal entstand, dessen Lumen später durch Ablagerung parietaler Knochenlamellen sich verengerte (p. 213).

Weit verbreitet in manchen Abteilungen der Teleostier ist die Hohlstruktur der Knochen. Diese Art des Knochenaufbaues bedeutet einen Fortschritt gegenüber dem Kleinbau und schließt sich direkt an diesen an. GEGENBAUR schildert die Befunde in folgenden Sätzen: „Durch ferneren Ansatz der Knochensubstanz an einzelnen Punkten der zuerst gebildeten Schicht entstehen mit dem Fortgange der Knochenbildung Balken oder Lamellen —, die sich in das benachbarte Bindegewebe (Periost) erstrecken und hier, in mannigfaltiger Weise sich untereinander verbindend und weiter auseinandertretend, ein oftmals sehr kompliziertes Maschenwerk darstellen. In der Verschiedenheit der Stärke der Balken und Blätter oder der verschiedenen Weite der Zwischenräume, oft in einem und demselben Knochen, kommt ein unendlicher Reichtum von Formerscheinungen der Knochenstruktur zum Ausdruck —." Die nach dem Typus der Hohlstruktur gebauten Skeletteile zeichnen sich vor den Produkten des Kleinbaues bei größerem Volumen durch relative Ersparnis an Knochensubstanz und geringeres Gewicht aus, besitzen aber darum keineswegs eine geringere mechanische Leistungsfähigkeit, da ihre Architektur den Mangel massiver Beschaffenheit kompensiert. Ferner liegt ein großer Vorteil für die Ernährung des Knochens in dem Miteinschluß von Blutgefäßen.

Der Großbau des Skelettes kommt auf doppelte Weise zustande und zerfällt deshalb in zwei Unterarten, von denen die eine den Sauropsiden, die andere den Säugetieren zukommt. Der Großbau der Säugetierknochen, von GEGENBAUR als HAVERSsche Struktur

bezeichnet, schließt sich an die Hohlstruktur an und entsteht dadurch, daß an den Wandungen der Hohlräume des knöchernen Maschenwerkes Knochensubstanz abgelagert wird, so lange, bis die Hohlräume ganz eng geworden sind, so daß in ihnen neben Blutgefäßen nur noch spärliches Bindegewebe Platz findet. Die in den Hohlräumen abgelagerte Knochensubstanz stellt die HAVERSschen Lamellensysteme dar. Das Endergebnis ist eine nahezu kompakte Knochenmasse, die nur von einem engen, Blutgefäße führenden Kanalnetz durchzogen wird.

Sehr verbreitet sind HAVERSsche Lamellensysteme auch bei Sauropsiden, und alle Tiere scheinen die HAVERSsche Struktur, wie die Säuger, zu besitzen. GEGENBAUR trennt sie aber von dieser, weil sie nach den bisherigen Erfahrungen auf andere Weise erst in der späteren Ontogenese zustande kommt und nicht an die Hohlstruktur sich anschließt. Bei Reptilien sind nämlich die HAVERSschen Kanäle nicht die Ueberreste weiterer Räume, die durch HAVERSsche Lamellen sich verengern, sondern sie werden als engere Räume gleich mit dem Dickenwachstum angelegt und nehmen mit der Dicke des Knochens an Länge zu. Sie durchsetzen den ganzen Knochen, und die an der Peripherie gelegenen jüngeren Kanäle sind nicht bedeutend weiter als die zentral gelegenen älteren.

GEGENBAUR erklärt die beiden Formen des Großbaues aus den Unterschieden des Skelettwachstums bei Säugern und Sauropsiden. Er sagt (p. 205): „Wenn bei der Genese der HAVERSschen Struktur eine bedeutende Oberfläche im ersten Hohlbau zum Ausdruck kommt, auf welche gleichzeitig eine große Osteoblastenmenge wirken kann, so wird das wohl mit dem relativ raschen Skelettwachstum im Zusammenhange stehen, ebenso wie dem anderen Befunde das langsamere, aber stetige Wachstum gemäß ist.“

In der hier rekapitulierten Darstellung vom phylogenetischen Entwicklungsgang des Knochenaufbaues sieht GEGENBAUR selbst nur einen ersten unvollkommenen Versuch in dieser Richtung, wie aus folgenden Worten hervorgeht, welche den Schluß des betreffenden Paragraphen bilden: „Der Aufbau der Knochen bedarf noch sehr einer genaueren Untersuchung in vergleichend-anatomischer Hinsicht. Wir geben nur einige Hauptpunkte in gedrängter Form. Nicht nur für Fische bestehen begreiflicherweise noch zahllose, besonders die Verknüpfung der mannigfachen Befunde betreffende Fragen, sondern auch für die höheren Vertebraten gibt die bisherige Forschung nur spärliche Auskunft. Vor allem ist es hier die Beziehung der Art des Aufbaues der Knochen zu der Erscheinung des Wachstums bei deren beträchtlicher Verschiedenheit, wie sie z. B. bei Reptilien und Vögeln sich darstellt. In der Architektur der Hohlstruktur der Knochen, besonders bei Teleostiern, wird dieselbe gesetzmäßige Anordnung zu erkennen sein, wie sie in höheren Zuständen in der sogenannten Spongiosa waltet. Bei der außerordentlichen Verschiedenheit in den einzelnen Fällen, selbst bei verschiedenen Skeletteilen desselben Tieres, dürfte sich die Ermittlung jener physiologischen Verhältnisse in zahllose Aufgaben auflösen, gegen welche die bis jetzt nur auf Säugetiere beschränkt gebliebenen Versuche bedeutend kontrastieren.“

Es ist hier ferner hinzuweisen auf eine Zusammenstellung von GEBHARDT (1901, p. 460 ff.) über die verschiedenen Typen im Bau der Kompakta der Röhrenknochendiaphyse. Der Verfasser verwahrt sich aber ausdrücklich dagegen, in dieser Aufzählung irgendwie seiner

Ansicht nach organisch zusammenhängende Entwicklungsstufen geben zu wollen. Er sagt: „Die Stufen stellen lediglich logische Kategorieen für verschiedenartige als fertige, unveränderliche Tatsachen betrachtete Gebilde dar, über deren Phylo- und Ontogenese — nicht das Geringste ausgesagt worden ist." GEBHARDT schildert zuerst die Entstehung wirklich konzentrisch geschichteter Knochen und weist darauf hin, daß für die Anfänge dieses Zustandes schon unter den niederen Wirbeltieren sich viele Beispiele finden, während das Endstadium, das Bestehen des Knochens lediglich aus Grundlamellen, auch bei den kleinen Mitgliedern der höchsten Ordnungen noch vorkommt. Nach seiner Ansicht ist aber (p. 462) die im ganzen konzentrische Schichtung der Knochensubstanz in den Röhrenknochendiaphysen kleiner Säuger nicht unter dem gleichen Gesichtspunkt zu betrachten wie der ähnliche Befund beim Frosch. Die weiteren Ausführungen geben wir mit GEBHARDTs eigenen Worten wieder: „Zur Erreichung höherer Stufen gibt das Vorhandensein von gefäßführenden Hohlräumen in der Wand weitere Gelegenheit. Kümmert sich, wenn man so sagen darf, die Anordnung der Knochenkörperchen und Fibrillen scheinbar gar nicht um die vorhandenen Gefäße, so machen diese lediglich den Eindruck perforierender Kanäle. Das repräsentiert dann die niederste Stufe des durch die Anwesenheit der Gefäßkanälchen gekennzeichneten höheren Entwicklungsgrades und findet sich gleichfalls gar nicht selten vor, wenn auch vielleicht nicht rein und nicht als Dauerzustand. Die höheren Stufen bestehen darin, daß die Gefäße die vorher in toto konzentrische Anordnung der Elemente irgendwie durch ihr Vorhandensein verändern. Der niedrigste Fortschritt besteht in einfachem Ausbiegen der Fibrillen und Knochenkörperchen, der Endeffekt in der Entstehung konzentrisch geschichteter Lamellensysteme um die Gefäße als Achse, in der Entstehung HAVERSscher Lamellensysteme. Auch hier gibt es mehrere Zwischenstufen: die Formelemente können die Gefäße einfach begleiten, dann richten sich die Knochenkörperchen zu konzentrischer Anordnung um die Gefäßachse aus, endlich tritt durch lagenweise Richtungsänderung des Fibrillenverlaufs konzentrische Schichtung auf. Alle diese Zwischenstufen sind durch konkrete Objekte vertreten. Durch die Art der Gefäßverbreitung in radialer, zirkulärer und longitudinaler Richtung im Knochen entstehen sehr verschiedene Endprodukte bei der konzentrischen Umschichtung der Gefäße, je nachdem eine oder zwei der angegebenen Richtungen ausfallen. Zuweilen lösen sich in der Entwicklung des Individuums zwei verschiedene derartige Typen ab. Auch gleichzeitig können an verschiedenen Stellen, in verschiedenen Querschnittszonen desselben Knochens wie auch in verschiedenen Knochen desselben Individuums, derselben Extremität ganz verschiedene Typen bestehen. Ja es bildet sogar das gleichzeitige Bestehen HAVERSscher Röhrchen in einer mittleren Zone der Diaphysenwand und des in toto konzentrisch geschichteten Knochens als äußere und innere Grundlamelle den normalen Bautypus für die Knochen der höchststehenden Wirbeltiere. Es sei bezüglich der anderen Punkte an den Ersatz der fetalen Längskanäle durch überwiegend zirkuläre, oft schichtartig ausgebreitete Netze — in der Jugend und das abermalige Verdrängen dieser durch vorwiegend längsgestellte HAVERSsche Systeme im reifen Knochen erinnert. Ferner ist bekannt, daß periphere Knochen in der Entwicklung häufig noch auf einer früheren

Stufe stehen als zentralere. Endlich werden wir sehen, daß z. B. vielfach Femur und Humerus im Bautypus von anderen Extremitätenknochen prinzipiell abweichen."

Weitere Angaben über die stammesgeschichtliche oder funktionelle Verknüpfung verschiedener Zustände in der Ausbildung der Röhrenknochenkompakta liegen nicht vor. Aus den vorhergehenden aber ergibt sich noch eine Reihe von Fragen. Vergleichen wir die Vorgänge bei der Ontogenese der Röhrenknochenkompakta größerer Säugetiere und des Menschen mit der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Knochenaufbaues, wie sie sich nach Gegenbaurs Schilderung darstellt, so finden wir in den Grundzügen Uebereinstimmung zwischen beiden, nämlich ein Fortschreiten vom Kleinbau über Hohlstruktur zur Haversschen Struktur. Dem biogenetischen Grundgesetz entsprechend würde also hier die Ontogenese die Phylogenese rekapitulieren. Nur fragt es sich, ob wirklich in der Stammesgeschichte der Säugetierknochen ein Stadium der Hohlstruktur nachgewiesen werden kann. Als Beispiel für dieses werden von Gegenbaur nur die Knochenfische aufgeführt, und es wäre doch noch näher zu prüfen, ob diese Einrichtungen bei Teleostiern wirklich als Vorläufer der Zustände bei Amphibien und amnioten Wirbeltieren angesehen werden können, und ob namentlich der Knochenaufbau bei Amphibien, den niedersten Formen der übrigen Wirbeltiere, sich an die Hohlstruktur der Teleostierknochen anschließen läßt. Für manche Fälle muß dies von vornherein ausgeschlossen werden, da Gegenbaur selbst mitteilt, daß die Röhrenknochen kleinerer Amphibien und ebenso kleiner Sauropsiden und Säuger den Typus des Kleinbaues zeigen wie manche Knochen von Ganoiden und Teleostiern. Da diese gleichartigen Befunde unmöglich untereinander in direkten genetischen Beziehungen stehen können, ist ersichtlich, daß übereinstimmende Verhältnisse des Knochenaufbaues unabhängig von der Stammesgeschichte offenbar durch ähnliche mechanische Beanspruchungen in ganz verschiedenen Tiergruppen zur Ausbildung gelangen können. Allerdings darf nicht vergessen werden, zu prüfen, ob gleichartige Befunde nicht nur oberflächlich übereinstimmen und auf ganz verschiedene Weise entstanden sind.

Haverssche Kanäle kommen bereits bei Fischen, sogar bis zu den fossilen Placodermen hin vor. Ihre ersten Zustände würden wir also hier zu suchen haben. Da aber auch noch in allen Gruppen der übrigen Wirbeltiere Formen vorkommen sollen, deren Knochen den Typus des Kleinbaues ohne Haverssche Kanäle aufweisen, so ist der Versuch gerechtfertigt, auch hier noch Anfangszustände in deren Ausbildung kennen zu lernen. Sehen wir mit Gegenbaur in der sogenannten Hohlstruktur ein typisches Zwischenstadium in der Ausbildung der Kompakta, so würden die ersten Haversschen Räume nicht um ihrer selbst willen entstanden sein, sondern nur, im Anfang nebensächliche, Begleiterscheinungen einer Knochenausbildung darstellen, die auf möglichste Ersparnis von Knochensubstanz bei größtmöglicher Leistung und schnelles Wachstum abzielt. Erst sekundär müßten dann die Blutgefäße und Nerven, die den wesentlichen Inhalt der Haversschen Räume bilden, für die Regulierung des Stoffwechsels im Knochen von Bedeutung geworden sein. Ob dieser Entwicklungsgang der Gefäßkanäle wirklich zutrifft, bedarf einer näheren Untersuchung.

Die feinfaserigen Knochenlamellen der Haversschen Systeme besitzen eine hohe Bedeutung für die mechanische Leistungsfähigkeit

des Knochens, wie von GEBHARDT in ausgedehnten, mühevollen Untersuchungen eingehend dargelegt wurde. Wie sich diese komplizierten Bildungen entwickelt haben, aus welchen indifferenten Anfängen, die notwendig vorauszusetzen sind, sie hervorgegangen sind, ist vorläufig unbekannt.

In höheren Zuständen und bei größeren Tieren zeigen die sehr zahlreichen Gefäßkanäle mannigfach wechselnde und recht komplizierte Verlaufsanordnung. Es ist erwünscht, diese aufzuklären durch die Kenntnis leichter übersichtlicher, einfacher Verhältnisse, wie wir sie bei kleinen Tieren aus im Stammbaum niedriger stehenden Gruppen vermuten dürfen. Bei diesen Studien ist anzuknüpfen an die Darlegungen von SCHWALBE (1876), der gezeigt hat, in welcher Weise die Verlaufsrichtung der Ernährungskanäle und HAVERSschen Kanäle durch das Wachstum des Knochens beeinflußt wird. Wichtig ist auch, wie SCHWALBE (1876, p. 334—336) nachwies, die Feststellung der Lage des größten Durchmessers der Kompakta in Bezug auf die Länge des ganzen Skelettstückes. Es ist dies ein Anhaltspunkt für die Bestimmung der Wachstumsintensität an den beiden Enden des Skeletteiles und natürlich auch für die statischen und mechanischen Verhältnisse des Knochens von Bedeutung; „muß doch die ungleiche Verteilung der Masse auf die einzelnen Strecken der Knochen von Einfluß auf das Gewicht der Hebelarme bei den Bewegungen der Knochen gegeneinander, von Einfluß auf die Lage des Schwerpunktes in den Knochen sein". Zahlreiche Angaben über die Anordnung der Gefäßkanäle und ihre Beziehung zum Wachstum der Skeletteile bei höheren Wirbeltieren enthält auch die Abhandlung von KASSOWITZ (1880).

Wir treten also an die Untersuchung der Amphibienknochen heran mit dem Bestreben, im Aufbau der Röhrenknochenkompakta Vorläufer der Säugetierzustände und vermittelnde Stadien zu den Verhältnissen bei Fischen zu suchen, ferner einfache Anfangszustände in der Form und Anordnung der HAVERSschen Räume und Lamellensysteme kennen zu lernen. Gleichzeitig fragen wir uns, ob biologische Momente nachweisbar sind, die als Ursachen des ersten Auftretens von Gefäßkanälen angesehen werden dürfen. Als weitere Aufgabe sei nur angedeutet das Studium des Knochenaufbaues bei Sauropsiden, über welche GEGENBAUR nur ganz kurze Angaben bringt, und auch der Säugetiere nach denselben Gesichtspunkten. Namentlich wäre es von hohem Interesse, die verschiedenen Zustände des Kleinbaues bei Amphibien, Sauropsiden und Säugern auf ihre morphologische und funktionelle Uebereinstimmung zu prüfen und ferner festzustellen, unter welchen Bedingungen in jeder der drei großen Wirbeltiergruppen Gefäßkanäle zur Ausbildung gelangen.

Die dritte und letzte von uns hier zu behandelnde Frage betrifft die stammesgeschichtliche Entstehung der enchondralen Ossifikation und damit in Zusammenhang die Ausbildung von Markräumen im Innern der Knochen und die Umwandlung des diese erfüllenden gefäßführenden Bindegewebes in Knochenmark. Unsere bisherigen Kenntnisse in dieser Beziehung sind noch recht dürftig und lassen sich in Kürze zusammenfassen.

Wir nehmen, wie bereits früher erwähnt, auf Grund mehrfacher Untersuchungen an, daß die Bildung von Knochensubstanz im Integument beginnt und sich von da aus im Körper verbreitet, sei es da-

durch, daß Knochenplatten direkt aus dem Integument in die Tiefe sinken und später in nähere Beziehungen zu dem im Innern des Körpers gelegenen Knorpelskelett treten, sei es, daß knochenbildende Zellen im Perichondrium sich verbreiten und von hier aus die ersten Knochenschichten auf die vom Knorpel gelieferte Unterlage abscheiden. Stammesgeschichtlich und vielfach auch ontogenetisch ist also die erste Knochenbildung eine perichondrale resp. periostale, soweit überhaupt nähere Beziehungen zwischen Knorpel und Knochen bereits eingetreten sind. Stammesgeschichtlich und meist auch ontogenetisch später erscheint die enchondrale Ossifikation, die mit einer Einschmelzung des knorpeligen Skeletteiles und Ersatz desselben durch einen Markraum von wechselnder Größe beginnt, während das den Markraum erfüllende gefäßreiche Bindegewebe die charakteristische Beschaffenheit des Knochenmarkgewebes annimmt.

Forschen wir nun nach den näheren Umständen beim ersten Auftreten der enchondralen Ossifikation, so finden wir in der Literatur neben einer Reihe von Einzelangaben nur wenige von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Darstellungen.

Einen ganz kurzen Ueberblick über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Extremitätenverknöcherung bei Amphibien und amnioten Wirbeltieren bringt Braus (1904, p. 287). Er sagt, daß in den niederen Formen der paarigen freien Gliedmaßen die Verknöcherung wesentlich perichondraler Natur ist. Bei Amphibien bleibt der Knorpelkern auch im fertigen Zustande in den Röhrenknochen erhalten. Die kurzen Elemente (Carpalia und Tarsalia) erhalten sich stellenweise ganz knorpelig; in ihnen tritt aber „am ehesten bei Beginn der Verknöcherung eine enchondrale Ossifikation hinzu. Die perichondrale Verknöcherung bleibt bei Vögeln stets und meist auch bei Säugetieren der Prozeß, welcher die Ossifikation einleitet; der enchondrale Typus setzt erst etwas später ein.“

Auch v. Kölliker (1879, p. 464, 465) hat längst darauf hingewiesen, daß bei niederen Wirbeltieren die knorpelig vorgebildeten Knochen nur periostal ossifizieren und erst in höheren Zuständen die enchondrale Ossifikation auftritt und zu weiterer Entfaltung kommt.

Eine etwas ausführlichere fortlaufende Darstellung finden wir nur bei Gegenbaur (1898, Bd. 1, p. 206 ff.). Dieser in der Hauptsache folgend, habe ich bereits oben das Hervorgehen periostaler Ossifikation aus Hautknochenbildungen geschildert. Die weiteren Vorgänge beschreibt Gegenbaur in folgenden Sätzen: „Knochen und Knorpel sind dann in unmittelbarem Kontakte, und daran schließt sich eine vom Knochen ausgehende Einwirkung auf den Knorpel. An einzelnen Stellen geht eine Veränderung des Knorpels vor sich, der Formelemente wie der intercellulären Substanz, und es erfolgt eine Zerstörung. In dadurch entstandene Räume des Knorpels wandern vom Knochen her Osteoblasten und setzen an die Wandungen Knochenschichten ab. Der Knochen hat damit seinen Umfang in den unterliegenden Knorpel erstreckt und bemächtigt sich desselben in fortschreitender Weise, indem an die Stelle des zerstörten Knorpelgewebes Knochengewebe gesetzt wird.“ Beispiele hierfür liefern die Fische. „Auch in dem Maße des Eindringens des Knochens in die knorpelige Unterlage walten mannigfaltige, verschiedene Stadien ausdrückende Zustände.“ In anderen Fällen kommt die enchondrale Ossifikation derart zustande, daß blutgefäßführende Kanäle von außen, vom Peri-

chondrium, ins Innere des Knorpels einwachsen, dessen Intercellularsubstanz durch Kalkeinlagerung verändert ist. Ohne gleichzeitige Verkalkung kommen Knorpelkanäle, die Blutgefäße und wahrscheinlich auch Lymphbahnen führen, auch in früheren Zuständen, bei Selachiern, ohne konsekutive Verknöcherung vor. Diese von außen in die Tiefe des Knorpels vordringenden und hier sich verzweigenden Knorpelkanäle finden sich an den voluminöser entfalteten Teilen des Knorpelskelettes und dienen der Ernährung. Bei mäßigem Umfang der knorpeligen Skeletteile besorgen die durch feine Ausläufer miteinander in Verbindung stehenden Knorpelzellen den Stoffwechsel selbst. Nimmt aber der Knorpel an Volumen zu, so treten für die zentral gelegenen Partieen ungünstige Stoffwechselverhältnisse ein, da das Ernährungsmaterial nur von außen, von der Peripherie her kommen kann. Einen Ausgleich dieser Schwierigkeit bringen die Knorpelkanäle (p. 197). Dem Eindringen von Gefäßen in den verkalkten Knorpel folgt als Vorbereitung für die enchondrale Ossifikation eine Zerstörung des Knorpelgewebes. An den Wänden der dadurch entstehenden Hohlräume werden Knochenlamellen abgeschieden durch Osteoblasten, die in Begleitung der Gefäße ins Knorpelinnere gelangt sind. Daraus geht hervor, daß die enchondrale Ossifikation nicht ein von der perichondralen grundsätzlich verschiedener Prozeß ist, vielmehr schließt erstere sich an letztere an, und beide unterscheiden sich nur durch die Oertlichkeit der ersten Erscheinung des Knochengewebes. Die durch Einschmelzung des Knorpels im Innern des Skeletteiles entstandenen Räume bewahren vielfach eine beträchtliche Größe, da die an ihren Wänden abgeschiedenen Knochenlamellen nur zu dünnen Schichten anwachsen. Den Inhalt dieser Räume bildet dann Knochenmark, das bei Fischen und auch noch bei Amphibien meist durch Fettzellen vorgestellt wird. Aehnliches Markgewebe kann sich auch in anderen Räumen im periostalen Knochen vorfinden.

Eine periostale Knochenschale als teilweise Umhüllung eines knorpeligen Skeletteiles findet Gegenbaur in großer Verbreitung bei Fischen. Der vom Knochen umscheidete Knorpel muß zu wachsen aufhören, verliert auch seine Stützfunktion und gelangt deshalb in einen Zustand, der Veränderungen seiner Struktur begreiflich erscheinen läßt. Er bleibt aber zunächst im ganzen unverändert erhalten. Eine Weiterführung dieser Zustände zeigt sich bei Amphibien. Der von einer Knochenschale umfaßte Diaphysenknorpel ist hier meist in größerer Ausdehnung zerstört und durch Markzellen ersetzt. In der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze ist der Knorpel verkalkt. In der Regel fehlt noch enchondrale Knochenbildung. Bedeutendere Veränderungen des vom Knochen umscheideten Diaphysenknorpels treten in höheren Abteilungen ein. „Unter Beteiligung eindringender Blutgefäße findet eine größere Zerstörung des Knorpels statt, an welche die Entstehung weiterer Markräume sich anknüpft. Es kommt hier wieder die Hohlstruktur, auf andere Art hervorgerufen, zum Ausdruck. Solche untereinander anastomosierende Räume erstrecken sich allmählich in den Epiphysenknorpel, von dem sie außer dem Gelenküberzug nur wenig übrig lassen. Die Sauropsiden bieten hierfür Beispiele dar. Für weitere Veränderungen zeigt sich die definitive Größe des betreffenden Skeletteiles maßgebend. Kleinere Formen bleiben bei jenem Zustande; größere erhalten an den Wänden der in den Epiphysenknorpel dringenden Räume Knochenbelag, und im

weiteren Fortgange der Entwicklung ossifiziert von der Diaphyse her die knorpelige Epiphyse, wie auch an die Stelle des zerstörten Knorpels Knochensubstanz tritt. Dieser überaus komplizierte, hier nur in seinen Umrissen darzustellende Vorgang erfolgt im großen und ganzen nach dem bei der enchondralen Verknöcherung aufgeführten Modus, ist aber auch in seinem zeitlichen Auftreten ziemlich different." Bei Schildkröten z. B. erhalten sich noch bedeutende Knorpelreste in den Epiphysen größerer Extremitätenknochen, bei Vögeln aber vollzieht sich ein frühzeitiger Ersatz des Knorpels der Epiphyse durch Knochen. Diese Differenzen hängen ganz offenbar mit dem langsameren oder rascheren Wachstum des gesamten Körpers zusammen (p. 212). Bei Säugetieren werden die Epiphysen selbständig. Sie ossifizieren nicht mehr von dem in der Diaphyse sich immer weiter verbreitenden enchondralen Knochenkern aus, sondern erhalten einen oder mehrere von der Diaphyse unabhängige enchondrale Knochenkerne. Durch letztere wird allmählich der größte Teil der knorpeligen Epiphyse in Knochen umgewandelt. Ein Rest derselben, der sich dauernd erhält, ist der Knorpelüberzug des Gelenkendes. Nur vorübergehende Bedeutung besitzt eine knorpelige Scheibe zwischen Epiphyse und Diaphyse, von welcher das Längenwachstum des Skeletteiles ausgeht. Die sogenannte Epiphysenscheibe wird fortwährend von beiden Seiten, von der Epiphyse und der Diaphyse her, durch Knochensubstanz ersetzt und schließlich gänzlich verbraucht, so daß der enchondrale Knochen der Diaphyse mit dem der Epiphysen verschmilzt. Damit ist das Längenwachstum des Skeletteiles beendigt.

Diese Darstellung Gegenbaurs ist, wie Fuchs (1908) auch unter Hinweis auf einige ältere Angaben zeigte, insofern nicht ganz zutreffend, als selbständige Epiphysenverknöcherung nicht bloß bei Säugern, sondern auch bei Sauropsiden vorkommt. Auch Fuchs betont, daß ausgedehntere Untersuchungen, die auch die Amphibien zu berücksichtigen haben, notwendig sind, und daß vielleicht dabei auch die Faktoren sich ergründen lassen, die phylogenetisch zur selbständigen Epiphysenverknöcherung führten.

Der ursprünglich gebildete Markraum an Stelle des eingeschmolzenen Knorpels kann nach Gegenbaurs Schilderung sehr verschiedene Schicksale erfahren: er kann sich erweitern durch Resorption angrenzender Knochenteile oder verengern durch fortschreitende Ablagerung von enchondralem Knochen bis zu seinem völligen Verschwinden, wie es Gegenbaur bei Schildkröten beobachtete (p. 213).

Auch diese eben wiedergegebenen Ausführungen betrachtet Gegenbaur selbst als provisorische, der noch unvollkommenen Kenntnis der Tatsachen entsprechende, indem er mit folgenden Worten schließt: „Der phyletische Gang der Osteogenese ist in meiner Darstellung nur in seinen Umrissen gegeben. So zahlreich die Untersuchungen dieses Prozesses bei Säugetieren sind, so spärlich betreffen sie die niederen Abteilungen, so daß gerade da noch bedeutende Lücken bestehen, wo nicht bloß Mannigfaltigkeit der Knochenstruktur, sondern auch die Anfänge der bei Säugetieren ausgeprägteren Befunde das wissenschaftliche Interesse erwecken müßten" (p. 216).

Eine teilweise Ausfüllung dieser schon von Gegenbaur empfundenen Lücken soll durch unsere neuen Untersuchungen an urodelen Amphibien versucht werden, aber nicht bloß in der Absicht, den Gang der stammesgeschichtlichen Entwicklung in seinem äußeren Geschehen

kennen zu lernen, sondern auch mit dem Wunsche, seine Ursachen zu ergründen, d. h. diejenigen biologischen Faktoren ausfindig zu machen, unter deren Einfluß der Markraum sich ausbildet und später bis in die Epiphysen hinein fortsetzt.

Ein Versuch, die Epiphysenbildungen aus funktionellen, mechanischen Gesichtspunkten zu erklären, ist bereits von Roux (1885, 1895, p. 228) unternommen worden. Er führte aus, wie bereits oben erwähnt wurde, daß Knochensubstanz dort zur Abscheidung gelangt, wo ein gewisser Schutz vor Abscherung bei Wirkung reinen Druckes oder des Wechsels von reinem Druck und Zug sich vorfindet. Diese Bedingungen sind an den knorpelig präformierten länglichen Skeletteilen gegeben an der Peripherie des Mittelstückes und mitten im Innern des knorpeligen Gelenkendes. Roux fährt dann weiter fort: „Ferner scheint auch die ‚Größe der Epiphysen' in einem bestimmten Verhältnis zur Wirkungssphäre der an den Gelenken bei der Bewegung entstehenden Abscherung zu stehen. Da je nach der Exkursionsgröße des Gelenkes, nach der Form und Dicke des Skelettteiles und nach der mittleren Größe der Druckbelastung bei der Bewegung des Gelenkes ein mehr oder weniger großes Stück des Knochenendes von den Abscherungskräften erfaßt und gegen das in eine Knochenschale gehüllte ‚Mittelstück', die Diaphyse, verschoben wird, so erklärt sich, daß z. B. am Kniegelenk dicke, am Ellenbogengelenk dünne Epiphysen sich finden, und daß die Epiphysen der Pfannen niedriger sind als die der Gelenkköpfe. Ebenso würde es verständlich sein, daß mit dem Wachstum des Epiphysenkernes die ‚Gegenabscherung' gegen die Diaphyse hin sich immer mehr auf eine dünne Schicht konzentriert: (—) und daß natürlich auch von beiden Abscherungsflächen jeder Epiphyse das stärkste Wachstum an derjenigen von ihnen stattfindet, welche von zwei Seiten her Nahrung bezieht, also an dem intermediären Epiphysenknorpel, nicht am Gelenkknorpel —: die intermediären Epiphysenlinien würden die Lokalisationsstellen der stärksten Abscherung, also diejenigen Stellen bezeichnen, wo infolge der Befestigung der Muskeln und ihrer Wirkung an dem Skeletteil die stärksten Verschiebungen paralleler Substanzschichten gegeneinander stattfinden. Da Abscherung der spezifische Tätigkeitsreiz der Chondroblasten sein würde, so verstünde es sich von selber, daß an diesen Stellen das stärkste Knorpelwachstum stattfände. Ferner erklärt sich bei unserer Annahme der Umstand, daß auch die kurzen Knorpel von innen aus verkalken und ossifizieren."

Viel allgemeiner und unbestimmter ist die Hypothese von Mehnert (1892, p. 110, 111, 114), wonach das Auftreten von Ossifikationspunkten in ähnlicher Weise wie überhaupt die Herausdifferenzierung eines Skelettknorpels aus einer Masse von Vorknorpelgewebe auf die Wirkung von Muskelansätzen zurückzuführen ist. Mehnert meint, daß die Stemmfunktion gegen Muskelzug einen histologisch differenzierenden Einfluß auf das Skelettsystem ausübt, und „daß ein jeder Skelettknorpel phylogenetisch aufgefaßt werden muß als eine histologisch höher differenzierte und auch infolgedessen zu einer gewissen Selbständigkeit gegenüber ihrer Umgebung gelangte Ansatzstelle eines primitiven Muskelbündels". Ursprünglich sei der Knorpelkern eines langen Röhrenknochens nur sehr kurz und stelle die knorpelige Anlage für das Diaphysenstück dar. Später erscheinen in dem an Länge zunehmenden Knorpelstück die Ossifikationspunkte ebenfalls unter

der Einwirkung der Muskulatur, entsprechend deren Ansatzstellen. Als Beweis für diese Ansicht führt MEHNERT die sogenannten späten Epiphysenossifikationen des Beckens an, die an den Ansatzstellen starker Muskelgruppen erst im postembryonalen Leben auftreten zu einer Zeit, in der die Muskulatur bereits ihre Wirksamkeit begonnen hat.

Andere Autoren haben versucht, ein Gesetz und eine Ursache für den Ort des ersten Auftretens von Epiphysenkernen in einem langen Knochen zu finden unter Bezugnahme auf die Verhältnisse am menschlichen Skelett. Mehrere solche Versuche wurden von JULIEN (1892) besprochen, der ihre Resultate nicht in jeder Richtung befriedigend fand und selbst eine neue Erklärung zu begründen suchte. Nach der Darstellung von JULIEN meinte BÉRARD, daß diejenige Epiphyse am ersten mit der Diaphyse verschmilzt oder sich gemeinsam mit dieser entwickelt, nach welcher der Canalis nutritius hin gerichtet ist. Dies sei zutreffend für die langen Extremitätenknochen, aber nicht für die Rippen. Nur ganz beschränkte Geltung hat die Annahme von SAPPEY, daß der erste Epiphysenkern am umfangreichsten Ende eines langen Knochens auftritt. Nach PICQUÉ sollte in den nur mit einem Epiphysenkern versehenen Skeletteilen dieser Kern am stärker beweglichen Ende des Knochens auftreten. Dies wird zwar durch eine Reihe von Befunden bestätigt, erweist sich aber für die meisten Metacarpalien und Metatarsalien als unrichtig. JULIEN glaubte nun allen Anforderungen zu entsprechen durch die Konstatierung, daß der Epiphysenkern immer am funktionell wichtigsten Ende eines langen Knochens zuerst erscheint, d. h. im Anschluß an dasjenige Gelenk, in welchem die wichtigsten Bewegungen ausgeführt werden. Die dafür gegebene Begründung ist nur sehr kurz und wenig überzeugend. In etwas ausführlicherer Weise wurde sie nur für die mit zwei Epiphysen versehenen großen Knochen der freien Gliedmaßen dargestellt. JULIEN meint, daß in der vorderen Gliedmaße, die ein Greiforgan ist, diejenigen Gelenke die wichtigsten sind, in denen die mannigfaltigsten und ausgedehntesten Bewegungen ausgeführt werden. Das wäre das Schulter- und das Radiocarpalgelenk. Dagegen sei die hintere Gliedmaße in erster Linie ein Bewegungs- und Stützapparat, in welchem das ausgedehnteste, festeste und an Ligamenten reichste Gelenk die wichtigste Rolle spiele. Dies Gelenk sei das Kniegelenk, und ihm benachbart träten auch die ersten Epiphysenkerne in Femur und Tibia auf. In der Fibula aber erscheint der erste Epiphysenkern distal, und dies begründet JULIEN damit, daß zwar die beiden Enden der Fibula in gleicher Weise fixiert sind, daß aber das distale wegen seiner Beteiligung am Sprunggelenk wichtiger ist als das proximale, das vom Kniegelenk ausgeschlossen ist.

Die nach seinen Beobachtungen bei Triton taeniatus und cristatus ausschließlich enchondrale Ossifikation der Carpalia und Tarsalia bringt GÖTTE (1879, p. 13) damit in Zusammenhang, daß diese kurzen Elemente des Extremitätenskelettes in inniger Verbindung untereinander stehen. Ein anderer Erklärungsversuch ist mir nicht bekannt geworden.

Der Aufbau der Amphibienknochen.

Literaturübersicht.

Angaben über den gröberen und feineren Bau einzelner Skelettteile von Amphibien kommen zerstreut in zahlreichen Abhandlungen vor. Alle diese Einzelbeobachtungen zu sammeln, erscheint aussichtslos und für den Zweck unserer Untersuchungen wenig förderlich. Im folgenden sei daher nur auf diejenigen Mitteilungen hingewiesen, die sich speziell mit dem Bau der Amphibienknochen beschäftigen oder in zusammenfassenden Darstellungen enthalten resp. in solchen erwähnt sind. Die für uns wichtigste und inhaltsreichste Abhandlung ist die von KASTSCHENKO (1881), die allerdings nur Befunde bei Anuren, nicht bei Urodelen schildert. Deshalb erscheint es zweckmäßig, in dieser Literaturübersicht Urodelen und Anuren nicht scharf zu trennen, sondern die sie betreffenden Angaben gemeinsam zu behandeln, zumal auch manche Autoren nur von der ganzen Gruppe der Amphibien sprechen.

Dem Studium der rezenten Formen schicken wir einige Worte über den Knochenbau fossiler Amphibien nach der von STEINMANN und DÖDERLEIN (1890, p. 601 ff.) gegebenen Schilderung voraus. Diese weist darauf hin, daß die längeren Skelettstücke der Extremitäten oft nur teilweise verknöchert sind, indem nur eine äußere Knochenrinde besteht, während die Gelenkenden unverknöchert sind. Diese äußeren Knochenrinden bleiben allein fossil als hohle Röhren erhalten, während die knorpeligen Epiphysen und der ebenfalls weiche, organische Inhalt der Röhren zugrunde geht. Besonders häufig bestehen Carpus und Tarsus ebenfalls nur aus Knorpel und gehen deshalb mehr oder weniger verloren. Dies gilt namentlich für die salamanderähnliche Gruppe der Branchiosauri, diejenige Abteilung der Stegocephalen, von welcher die Urodelen herzuleiten sind.

Verschiedene Angaben in der anatomischen Literatur lassen erkennen, daß ähnliche Zustände auch noch bei rezenten Formen beobachtet werden können. Die älteste Mitteilung hierüber rührt wohl von ROLLET (1871, p. 100) her, der darauf hinweist, daß in einzelnen Fällen auch bei erwachsenen Tieren die Röhrenknochen im Innern der periostalen Knochenhülse der Diaphyse nicht einen Markraum, sondern echten, verkalkten Knorpel enthalten. Demnach würde hier ein kontinuierlicher, in der Mitte verkalkter Stab von hyalinem Knorpel die Grundlage des Skeletteiles auch im ausgebildeten Zustand darstellen. Als Beispiel eines derartigen Verhaltens wird allein

Proteus aufgeführt. Die Knochenröhre soll bei diesem nur aus wenigen periostalen Lamellen bestehen. LEYDIG (1857, p. 159) hat anscheinend bei Proteus einen anderen Befund festgestellt, denn er nennt ihn mit anderen Batrachierformen zusammen als Untersuchungsmaterial bei der Beschreibung von deren HAVERSschen Kanälen und Markraumbildungen. Auch aus den sehr kurzen Angaben von BUGNION (1898) muß entnommen werden, daß er bei Proteus enchondrale Ossifikation beobachtete, also an seinen Präparaten der knorpelige Achsenstab nicht kontinuierlich erhalten blieb. Dagegen stimmt BAUR (1885) mit ROLLET überein. Er fand bei Proteus und außerdem noch bei Necturus, Siren, Pseudobranchus, Amphiuma und Muraenopsis die langen Knochen dargestellt durch einen Knorpelzylinder, der von einer periostalen Knochenlamelle umschlossen wird. Letztere ist in der Mitte des Skeletteiles am dicksten und der Knorpelzylinder an dieser Stelle sanduhrförmig verengt. Die Epiphysen sind knorpelig und nach außen von dem Knochen liegt ein aus zwei Schichten bestehendes Periost. In der zusammenfassenden Darstellung von BRAUS (1904, p. 287) ist nur kurz erwähnt, daß auch in den ausgebildeten Röhrenknochen der Amphibienextremitäten der Knorpelkern erhalten bleibt. Dauernd beständen aus Knorpel die Carpalia und Tarsalia aller Perennibranchiaten und von Geotriton.

An die primitiven Befunde mit völlig erhaltenem Knorpelstab schließt sich nach BAUR (1885) ein Stadium, in welchem ein kontinuierlicher Knorpelstab, der nach außen von einer Knochenschale und zwei Periostschichten umhüllt ist, durchsetzt wird von Bestandteilen der inneren Periostschicht, die in der Mitte des Skeletteiles an mehreren Stellen die periostale Knochenlamelle durchbrechen und in das Innere des Knorpelzylinders einwandern. Dieses Stadium fand BAUR erhalten im ausgewachsenen Zustand bei Menopomidae. Nähere Angaben über seine Befunde und die von ihm untersuchten Arten fehlen in BAURS kurzer Mitteilung. Anscheinend sind seitdem von keinem Untersucher Beobachtungen über den Bau der Skeletteile der Menopomidae angestellt resp. veröffentlicht worden.

Bei der Mehrzahl der Amphibien, soweit sich nach den nicht sehr zahlreichen Angaben darüber ein sicherer Schluß ziehen läßt, enthält die Diaphyse der Röhrenknochen in ihrer Achse einen großen Markraum. (BRUCH 1852; LEYDIG 1857, p. 159, Frosch, Salamander, Proteus; H. MÜLLER 1858, p. 181, Salamandra maculosa, 1860, p. 301, Rana, Bufo; KASTSCHENKO 1881, Rana, Hyla, Bufo; BUGNION 1898, Triton, Salamandra, Siredon, Proteus; GEGENBAUR 1898, Bd. 1, Fig. 100, p. 202, Salamandra maculosa, Femur-Querschnitt Fig. 106, p. 208, Salamandra maculosa, Radius-Längsschnitt, beide Figg. ohne nähere Beschreibung; RENAUT 1893, p. 446, Fig. 158, Frosch, Femur; RANVIER 1873, 1888, Frosch; v. EBNER 1874, p. 116, Frosch.) Dem Markraum der Röhrenknochen entsprechen weite Maschenräume in den porösen Knochen (LEYDIG 1857, p. 159). Die Umhüllung des Markraumes und den wichtigsten Teil der Diaphyse bilden mehrere Lagen von Knochen und wenig Knorpel, die von Ernährungskanälen durchsetzt werden, welche Gefäße von außen zum Markraum durchtreten lassen.

Die Epiphysen scheinen stets knorpelig gefunden zu sein (KASTSCHENKO 1881, p. 15). Sie besitzen eine ganz besondere Form bei Anuren (Rana, Bufo, Hyla), und zwar hier anscheinend an allen längeren Röhrenknochen der Extremitäten. Als Paradigma

für die Gestalt der Epiphysen an den größeren Röhrenknochen der Batrachierextremitäten kann das Femur vom Frosch gelten, das mehrfach bald mehr bald weniger ausführlich beschrieben wurde. (Dugès 1834; Bruch 1852; Ranvier 1873, 1888, p. 290, 406, 418 ff., Fig. 97, p. 289, Fig. 156, p. 419, Fig. 158, p. 420; Kastschenko 1881; Renaut 1893, p. 446, Fig. 158; Gaupp 1896, p. 18.) Wir folgen hier der von Ranvier gegebenen Darstellung. Danach erscheint der Femurkopf auf dem Längsschnitt wie eine aus Knorpel bestehende Kugel, in welche die Knochendiaphyse wie ein Locheisen eindringt. Demnach wird der Knorpel des Femurkopfes durch das in ihn eindringende proximale Ende des Knochenzylinders in zwei Teile zerlegt: einen Abschnitt, welcher von dem Knochenzylinder umschlossen ist, und einen anderen, welcher die gewölbte Oberfläche darstellt. Beide Abschnitte zeigen ein verschiedenes Aussehen. Innerhalb des Knochenzylinders bietet der Knorpel alle Erscheinungen dar, die bei Säugetieren die enchondrale Ossifikation einzuleiten pflegen, nämlich reihenweise Anordnung der Knorpelkapseln, Infiltration mit Kalksalzen und an der gerade oder buchtig verlaufenden Grenzlinie gegen den Markraum Einschmelzung der Knorpelsubstanz, welche durch Mark ersetzt wird. Die Grenze zwischen Markraum und Epiphysenknorpel ist insofern eine glatte, als hier keine knorpeligen Richtungsbalken in den Markraum einragen. Außerhalb der Knochenröhre sind die Knorpelkapseln sphärisch, enthalten sekundäre Kapseln und sind am Ende der Knochenröhre zu divergierenden Strahlen angeordnet. Mit dem Rand des Knochenzylinders dringt auch eine, diesen auf seiner Außenfläche überkleidende Schicht von periostalem, gefäßreichen Bindegewebe in den Knorpel des Femurkopfes ein. Diesen eigentümliche Befund der Epiphysen an den Röhrenknochen der Anuren erklärt Kastschenko (1881, p. 9) dadurch, daß der in die Breite sich ausdehnende Epiphysenknorpel über das Ende der bereits knöchernen Diaphyse hinüberwächst. Ranvier sieht darin eine besonders scharfe Ausprägung einer von ihm unter dem Namen der Ossifikationsgrube beschriebenen Bildung. Er versteht darunter eine kreisförmige Furche, welche entsprechend der Ossifikationslinie, der Grenze zwischen enchondralem Knochen und Epiphysenknorpel, in den Epiphysenknorpel eingegraben ist und die Enden des periostalen Knochenmantels enthält. Diese Furche soll beim Frosch durch eine tiefe Rinne ersetzt, die Ossifikationsgrube mithin sehr stark ausgesprochen sein. Auf ihren feineren Bau beim Frosch geht aber Ranvier nicht näher ein. Vielmehr schildert er die spezielle Struktur und Bedeutung der Ossifikationsgrube an Beispielen, die von Säugetieren entnommen sind. Darüber ist bereits in der Einleitung berichtet.

Nach dieser Darstellung würde also der Knochenzylinder der Diaphyse an seinen beiden Enden bei Anuren noch einen massiven Knorpelkern umfassen. Ob dies auch bei anderen Amphibien der Fall ist und wie weit der Markraum sich nach den Epiphysen zu ausdehnt, ist nirgends angegeben. Die Befunde von Kastschenko stimmen insofern nicht mit denen von Ranvier und verschiedenen anderen Autoren überein, als Kastschenko nicht eine glatte Grenze zwischen Markraum und Knorpel fand, sondern von den Enden des mittleren, einheitlichen Markraumabschnittes Kanäle in den Knorpel vordringen sah, die durch mannigfache Knorpelbalken voneinander geschieden sind. Danach würden also auch bei Anuren die Mark-

raumenden nicht einheitlich, sondern durch Knorpelbalken, die mehr oder weniger verknöchern, in Unterabteilungen zerlegt sein. Von RANVIER wird dies ausdrücklich in Abrede gestellt. Ueber die entsprechenden Befunde bei Urodelen fehlen Mitteilungen.

Der Knochenzylinder, der den Markraum nach außen begrenzt, setzt sich nach den meisten Angaben aus zwei Knochenschichten zusammen, die durch eine Grenzlinie deutlich voneinander getrennt sind (die perichondrale Grenzlinie von KASTSCHENKO 1881, p. 15). Die beiden Knochenschichten sind aber nicht nur durch diese Linie, sondern auch durch ihren Bau und ihre Genese geschieden. Die innere, den Markraum direkt begrenzende Schicht ist endostaler, die äußere periostaler Herkunft (H. MÜLLER 1860, p. 301; GEGENBAUR 1867, p. 216, Frosch, Salamander; KASTSCHENKO 1881, p. 15; RANVIER 1888, der die gesamte Knochensubstanz des Froschfemur als ein einfaches HAVERSsches System auffassen möchte). Das Vorhandensein einer endostalen Knochenschicht wird nur von WOLFF (1884) für das Femur des Frosches bestritten.

Zwischen die beiden Knochenschichten kann noch eine dünne Lage von verkalktem Diaphysenknorpel eingeschaltet sein. Eine solche wird nur von RANVIER (1888) für das Femur des Frosches und von KASTSCHENKO (1881) für alle von ihm untersuchten Anuren (Rana, Bufo, Hyla) angegeben. Nach RANVIERS Schilderung sollte man meinen, daß die Knorpelschicht in der ganzen Ausdehnung der Diaphyse sich vorfindet. Ihr Rand soll nach innen gezackt sein. Letztere Eigentümlichkeit geht aus der Darstellung von KASTSCHENKO keineswegs hervor. Auch sonst steht er im Widerspruch zu RANVIER, da nach seinen Beobachtungen diese dünne Knorpelschicht, der Rest der die Diaphyse durchsetzenden knorpeligen Anlage des Skeletteiles, nur in einzelnen Phalangen kontinuierlich durch die ganze Diaphyse sich hindurch erstreckt, in allen größeren Röhrenknochen aber im mittleren Abschnitt fehlt und nur auf die Diaphysenenden sich beschränkt.

Der endostale Knochen ist in der Gegend der Diaphysenmitte sehr schwach oder fehlt hier ganz, wie KASTSCHENKO (1881, p. 18) angibt. GEGENBAUR (1867, p. 237) beobachtete auf Querschnitten durch das Femur vom Frosch und Salamander, daß der vom Markraum her gebildete Knochen selten über die ganze innere Oberfläche des Periostknochens sich ausbreitet, sondern meist nur zwei Drittel derselben einnimmt. Die Dicke des endostalen Knochens ist stets gering im Vergleich mit der des Periostknochens. Nur aus den Darlegungen von KASTSCHENKO (1881) geht hervor, daß der endostale Knochen genetisch in zwei Unterarten zerfällt, nämlich eine neoplastische Markknochenschicht, die an der Innenfläche des Periostknochens abgelagert ist und von diesem durch die perichondrale Grenzschicht resp. den wandständigen Knorpel geschieden wird, und eine aus der Metaplasie von Knorpelbalken hervorgegangene Knochenmasse, die sich auf die beiden Enden der Diaphyse beschränkt. Periostknochen und endostaler Knochen unterscheiden sich auch durch ihren feineren Bau, während es KASTSCHENKO nicht gelungen ist, den neoplastisch und den metaplastisch gebildeten endostalen Knochen scharf gegeneinander abzugrenzen. Die vorliegenden Beschreibungen beziehen sich alle auf den intramedullären oder Markknochen neoplastischer Herkunft. Dieser ist ausgezeichnet durch eine regelmäßige, konzentrische Zeichnung, welche seine Zusammensetzung

aus dünnen Lamellen erkennen läßt und mit den Wandungen der Haversschen Kanäle im Säugetierknochen verglichen werden kann (H. Müller 1860, p. 301, Bufo palmarum, Humerus; v. Ebner 1874, p. 116, Femur, Frosch; Ranvier 1888, Femur, Frosch). Ueber den feineren Bau der Lamellen fehlen nähere Angaben. Kölliker (1860, p. 311) vermißte im Femur von Bufo cinereus die Sharpeyschen Fasern in der Knochensubstanz um die Haversschen Kanälchen und im Innern überhaupt, und auch nach Gegenbaur (1867, p. 216) fehlen diese Bildungen im Markknochen des Humerus von Frosch und Salamander. In gewissem Gegensatz dazu steht die Aeußerung von H. Müller (1860, p. 301), daß im Humerus von Bufo palmarum „fast nichts" von durchbohrenden Fasern zu sehen sei. Die Knochenkörperchen des endostalen Knochens sollen nach Kastschenko (1881, p. 18, Taf. 2, Fig. 21) in Gestalt und Lagerung denjenigen der oberflächlichen Schichten des Periostknochens sehr ähnlich sein, diese aber etwas an Größe und Zahl übertreffen.

Der Periostknochen ist sehr viel dicker als der Markknochen. Beide zusammen haben nach v. Ebner (1874, p. 116) im Femur des Frosches an der Diaphysenmitte eine Dicke von 0,4—0,7 mm. In der periostalen Knochenmasse ist eine konzentrische Schichtung nur ganz undeutlich wahrnehmbar, so daß es unmöglich ist, die Zahl der sie zusammensetzenden Lamellen festzustellen (H. Müller 1860, p. 301, Bufo palmarum, Humerus; v. Ebner 1874, p. 116; H. Wolff 1884, Femur, Frosch; Gebhardt 1901, p. 462/463, Rana, Proteus). Wolff meint, daß die Schichtung des Periostknochens wohl ein Ausdruck des periodischen Wachstums sei und Gebhardt (1901, p. 463) konstatiert nach sehr sorgfältigen Untersuchungen an in verschiedenen Richtungen ausgeführten Schliffen durch die Diaphyse von Extremitätenknochen verschiedener Amphibien, daß hier nirgends, abgesehen von der schichtweisen Lagerung der Knochenkörperchen, eine Zusammensetzung der Röhrenknochenkompakta aus echten Knochenlamellen nachweisbar sei.

Außer dem Fehlen deutlicher Lamellen ist der Periostknochen ausgezeichnet durch seinen Reichtum an Sharpeyschen durchbohrenden Fasern und seine deutliche fibrilläre Zusammensetzung überhaupt. Ziemlich zahlreich sind die Beschreibungen über das Verhalten der faserigen Gebilde im Periostknochen der Amphibien. Kölliker (1860, p. 311) fand in den äußeren Lamellen des Femur von Bufo cinereus „ziemlich hübsche" Sharpeysche Fasern und gab später nur kurz das Vorkommen Sharpeyscher Fasern bei Amphibien an (1889, p. 132). Nach H. Müller (1860, p. 301) ist der Periostknochen im Humerus von Bufo palmarum fast überall dicht gedrängt durchzogen von durchbohrenden Fasern in beiläufig radialer Richtung. „Dieselben stellen meist Büschel dar, welche feinen, etwas unebenen elastischen Fasern gleichen und häufig in ein netzartiges Gewirre ausstrahlen, das den Uebergang zu anderen Formen des Knochengewebes bildet." Gegenbaur (1867, p. 237) gibt von den Faserungen in der periostalen Knochensubstanz des Femur von Frosch und Salamander folgende Beschreibung: „In letzterer verlaufen die Sharpeyschen Fasern fast sämtlich in radiärer Richtung, kreuzen sich höchst selten, zeigen aber häufige gabelige Teilungen. Ihre Breite variiert. Manche endigen an der Grenze zweier Lamellen unter plötzlicher Ausbreitung —, wo-

bei es den Anschein hat, als ob die Faser in viele feine Fibrillen sich auflöse. Dieses Verhalten kommt nach beiden Richtungen nach außen wie nach innen vor. Ob diese Fasern hohl oder solid sind, ist schwer zu entscheiden. Manche besitzen deutliche, scharfe Konturen, erscheinen wie Röhrchen. An anderen fehlt dieses Verhalten. Für die Annahme, daß sie nicht hohl seien, spricht die fächerförmige Ausbreitung der Fasern. Daß sie auch nicht mit weicher Substanz erfüllte Gebilde sind, erschließe ich aus der Tatsache, daß auf Querschliffen trockener Knochen nichts von ihnen wahrzunehmen ist. Bei vielen Fasern trifft man bei ihrem Verfolge auf Hohlräume, die mit einer feingranulierten Substanz zum Teile ausgefüllt sind und sich nach verschiedenen Richtungen in Fortsätze ausziehen. Die Fortsätze des Hohlraumes dringen eine Strecke weit in die Faser ein. Diese Räume besitzen ganz die Größe und das Verhalten von Knochenkörperchen. Abgesehen von der Beziehung zu jenen Fasern ist zwischen ihnen und anderen Knochenkörperchen kein Unterschied bemerkbar. Zuweilen gehen mehrere Fasern, durch fast $^2/_3$ der Dicke des Knochens verlaufend, zu einem dieser Gebilde, die häufig eine sternförmige Gestalt besitzen. Ich finde keine Veranlassung, diese in Fasern verlaufenden Gebilde nicht gleichfalls als Knochenkörperchen anzusehen." Auf Querschnitten durch das Femur der Kröte konnte Tafani (1887, p. 71) an einem Punkt, der der Linea aspera vergleichbar ist, zahlreiche unverkalkte Bindegewebsfasern beobachten, die schräg aus dem Periost in den Knochen eintreten. Außerdem aber fand er kaum eine Sharpeysche Faser. Nach Ranvier (1888) besteht die Grundsubstanz des periostalen Knochens im Femur des Frosches aus Fasern, die sich in verschiedenen Richtungen kreuzen, während v. Ebner (1875, p. 61) an demselben Objekt festgestellt hatte, daß der Verlauf der Knochenfibrillen ein fast ausschließlich longitudinaler ist. Dasselbe geht auch aus den Untersuchungen von Gebhardt (1901, p. 462, 463) an Schliffen durch Extremitätenknochen von Rana esculenta und Proteus hervor. Seine Befunde bei Beobachtung der Schliffpräparate mit dem Polarisationsapparat können hier übergangen werden. Nach Bergendals (1886) kurzer Bemerkung soll die Struktur des Knochengewebes der Amphibien ihre eigenen Charaktere haben, aber ganz genau mit der der Reptilien übereinstimmen.

Die genauesten Angaben über den Bau des Periostknochens bei Anuren finden wir in den Abhandlungen von Kastschenko (1881, 1882). Danach besteht die gesamte periostale Knochenmasse aus zwei Hauptschichten, die ohne scharfe Grenze ineinander übergehen (1881, p. 16). Die innere von diesen beiden Schichten wird als homogene Knochenschicht bezeichnet. Sie erscheint durchsichtig und gänzlich strukturlos. Kastschenko meint, daß sie ausschließlich aus Knochengrundsubstanz besteht (p. 17, Taf. 2, Fig. 21 b). Sie enthält weder Knochenkörperchen noch Knochenkörperchenausläufer. In der Gegend der Diaphysenmitte fehlt die homogene Knochenschicht (1881, p. 19). Worauf diese Erscheinung beruht, ergibt das Studium der Ossifikationsvorgänge (vgl. unten p. 59 ff). Aehnliches scheint auch Ranvier (1888, p. 420) beobachtet zu haben. Die Dicke der homogen Knochenschicht ist nach Kastschenko (1882, p. 22) immer sehr gering und schwer feststellbar. Sie wechselt in verschiedenen Höhen des Querschnittes und nimmt gegen das Diaphysenende und gleichzeitig entsprechend

der Länge des Skeletteiles zu. KASTSCHENKO begründet diese Angaben durch Mitteilung einer Reihe von Messungen, aus denen hervorgeht, daß die Dicke der homogenen Knochenschicht im Femur von Rana esculenta zwischen 3 μ und 21 μ schwankt.

Viel beträchtlicher ist, wenigstens über den größten Teil der Diaphyse hin, die Dicke der zweiten äußeren Hauptschicht des Periostknochens, an der KASTSCHENKO wieder drei Unterabteilungen unterscheidet. Diese nennt er von innen nach außen die radiärgestreifte Knochenschicht, die konzentrisch-lamellöse Knochenschicht und endlich die Lage von osteoider Substanz. Die letztere wurde von KASTSCHENKO bei der Untersuchung von Schnitten durch entkalkte Präparate nicht besonders bemerkt, sondern als die oberflächlichste, durch ihre Färbung ausgezeichnete Lage der konzentrisch-lamellösen Knochenschicht angesehen. Deutlich erkannt wurde sie erst später (1882, p. 372) an Schliffpräparaten durch die Tibiofibulae mit Krapp gefütterter Frösche. KASTSCHENKO hält diese osteoide Substanz für unverkalkt und gibt von derselben folgende nähere Beschreibung: „Ist dieselbe sehr schmal (Taf. 20, Fig. 16a), so erscheint sie als ein strukturloser, aus schwach lichtbrechender Substanz bestehender Streifen, welcher durch undeutliche und kaum sichtbare, in fast gleicher Entfernung voneinander stehende Schatten quer gestreift erscheint. Dieses Aussehen deutet wahrscheinlich auf eine Reihe von Osteoblasten hin, welche ihre zellige Natur verloren haben und in Verschmelzung begriffen sind. Bietet die in Rede stehende Knochenschicht einige Mächtigkeit dar (Taf. 20, Fig. 15a), so ist dieselbe der gewöhnlichen Knochensubstanz sehr ähnlich, mit dem Unterschiede, daß die Konturen der Knochenhöhlen etwas verwischt sind, die Ausläufer der Knochenhöhlen ganz fehlen und die Intercellularsubstanz das Licht etwas schwächer bricht, als die des übrigen Knochens.“ Die Mächtigkeit der osteoiden Schicht hängt von der Energie der Knochenbildung an der betreffenden Stelle eines bestimmten Skeletteiles ab (1882, p. 373).

Die radiärgestreifte und die konzentrisch-lamellöse Knochenschicht enthalten zahlreiche Knochenkörperchen mit kommunizierenden Ausläufern. Bei schwacher Vergrößerung erscheint die innere Schicht mehr oder weniger deutlich radiärgestreift und die äußere zeigt einen konzentrisch-lamellären Bau. Sie kann durch kreisförmige Linien in 2—5 konzentrische Territorien getrennt werden. Diese sind um so mächtiger, je geringer ihre Zahl ist. Die sie trennenden Linien sind bald mehr, bald weniger deutlich, bisweilen gar nicht sichtbar. Bei stärkerer Vergrößerung unterscheiden sich die radiärgestreifte und die konzentrisch-lamelläre Knochenschicht durch das Verhalten der Knochenkörperchen nach Gestalt, Größe, Lagerungsverhältnissen und dem eigentümlichen Verlauf ihrer Ausläufer. KASTSCHENKO (1881, p. 18) macht darüber folgende Angaben: „In der radiärgestreiften Knochenschicht (*c*) sind die Knochenkörperchen stäbchenförmig, mit ihrer Längsachse nach der Längsachse des Knochens gelagert, wodurch dieselben an Querschnitten abgerundet erscheinen. Sehr reichlich entwickelte anastomosierende Knochenkörperausläufer bilden ein dichtes Netz, indem dieselben gegen die homogene Knochenschicht Schleifen bilden und, sich nach außen umschlagend, mit den benachbarten Ausläufern kommunizieren. In der konzentrisch-lamellösen Knochenschicht (*d*) sind die Knochenkörperchen verhältnismäßig spär-

lich, scheibenförmig, liegen mit ihren Flächen der Knochenoberfläche parallel und erscheinen an Querschnitten länglich und schmal. Die Knochenkörperausläufer sind auch sehr zahlreich, verlaufen nach dem Radius des querdurchschnittenen Knochens, die konzentrischen Lamellen durchkreuzend. Zwischen den radiär verlaufenden Ausläufern sind zahlreiche Anastomosen vorhanden." An Schliffen durch Tibiofibulae beobachtete Kastschenko (1882, p. 373, Taf. 20, Fig. 16), daß die Knochenhöhlenausläufer der radiärgestreiften Knochenschicht öfters massenhafte spindelförmige Erweiterungen aufweisen. Aehnliche Erweiterungen der Saftkanäle fanden sich nicht selten an Knochenvorsprüngen, an denen sich Sehnen anheften. Hier waren auch die Saftkanäle sehr zahlreich, kurz und spaltförmig, so daß die Knochensubstanz ein kavernöses Aussehen darbot (1882, p. 374). Die konzentrisch-lamelläre Knochenschicht fehlt nahe den Diaphysenenden (1881, p. 17), während in der Gegend der Diaphysenmitte die radiäre Streifung der radiärgestreiften Schicht weniger deutlich und die Form der Knochenkörperchen sowie die Anordnung ihrer Ausläufer nicht so charakteristisch ist (1881, p. 19). In dieser Gegend ist also nur die konzentrisch-lamellöse Knochenschicht im ganzen typisch ausgebildet, aber auch sie zeigt bei der Untersuchung eines Querschliffes aus der Diaphysenmitte mit schwacher Vergrößerung Besonderheiten, die Kastschenko (1881, Fig. 9, p. 19, 20) abbildet und folgendermaßen beschreibt: — „so beobachtet man fast immer dunkle Strahlen (*l*), welche in der Richtung von dem Tubus medullaris gegen die Knochenoberfläche gehen und die konzentrisch aufeinander folgenden periostalen Knochenschichten durchkreuzen. Untersucht man die den Strahlen entsprechende Stelle bei starker Vergrößerung (Fig. 10), so überzeugt man sich, daß die Ausläufer der Knochenkörperchen hier sehr reichlich entwickelt sind und sehr dicht nebeneinander liegen. Aus sorgfältigen Untersuchungen ergibt sich, daß die dunkeln Strahlen immer die Ernährungskanäle begleiten, und daß in der Nähe der Ernährungskanäle (*A*) die Ausläufer der Knochenkörperchen am reichlichsten entwickelt sind."

In neuester Zeit machte Retterer (1908a) auf die in der Tat sehr auffällige und leicht zu konstatierende Tatsache aufmerksam, daß die Knochen von Amphibien sich viel rascher entkalken lassen als die Knochen erwachsener Vögel und Säugetiere. Die Knochen jugendlicher Vögel und Säuger verhalten sich in der Entkalkung ebenso wie diejenigen ausgewachsener Amphibien. Die chemische Untersuchung soll ergeben haben, daß die Knochen niederer Wirbeltiere ebenso wie diejenigen junger Vögel und Säuger ärmer an Kalksalzen sind als die von erwachsenen Vögeln und Säugetieren. Man weiß seit langer Zeit, daß die Grundsubstanz in jugendlichen Knochen höherer Wirbeltiere dickere kollagene Bindegewebsfasern enthält, als die erwachsenen Knochen derselben Tierformen. Deshalb untersuchte Retterer die Knochensubstanz mehrerer Amphibien auf ihre feineren Unterschiede von der Knochensubstanz der Vögel und Säuger. Bei einem 11 Jahre alten Axolotl fand Retterer die Diaphyse der langen Knochen aus einem kompakten Knochengewebe gebildet, das aus zum Markraum konzentrischen Schichten besteht und stellenweise von Haversschen Systemen durchsetzt wird, deren Knochensubstanz um eine Blutkapillare geschichtet ist. Die Knochenmasse soll eine mittlere Dicke von 0,10—0,12 mm haben und 4—6 Reihen von

Knochenkörperchen einschließen, die in einem Abstande von 21 μ aufeinander folgen, während die Knochenkörperchen innerhalb derselben Reihe 18 μ voneinander entfernt sind. Von welchem Knochen und von welcher Stelle des Skeletteiles diese Zahlenangaben entnommen sind, wird nicht mitgeteilt. Die Knochenkörperchen sind 16—18 μ lang, 7—8 μ dick. Ihr helles Protoplasma umschließt einen 8—9 μ langen und 5 μ dicken Kern. Die Knochengrundsubstanz besteht aus dunkeln und granulierten Schichten in regelmäßiger Abwechslung mit helleren Lagen. Beide verlaufen entweder zum Markraum oder zum Haversschen Kanal konzentrisch. Die granulierten Schichten färben sich stark mit Hämatoxylin, sie sind chromophil. Ihre Dicke schwankt zwischen 1 und 6 μ. Von den Seitenflächen dieser Schichten gehen Zweige ab, die ebenfalls chromophil sind und sich nach einem kurzen Verlauf verästeln und mit den entsprechenden Zweigen benachbarter Schichten anastomosieren. Daher entsteht in den helleren Schichten ein Netz aus dicken und kurzen Fäden, dessen sehr enge Maschen ein homogenes und wenig färbbares Protoplasma enthalten. Bei Salamandra maculosa konstatierte Retterer ganz denselben Bau der Knochensubstanz. Die Knochenschale der langen Knochen soll nur 0,1 mm dick sein und 3—4 Reihen von Knochenkörperchen in derselben Anordnung wie beim Axolotl enthalten. Die Struktur des Knochens von Axolotl und Salamandra bezeichnet Retterer als plexiform. Bei Rana temporaria fand Retterer die Knochenhülle dicker als bei Salamandra und Siredon. Sie soll bei einem Durchmesser von 0,2 mm 8—10 Reihen von Knochenzellen enthalten. Es ist aber auch hier nicht gesagt, an welcher Stelle und an welchem Knochen gemessen wurde. Einige Haverssche Systeme durchsetzen die zum Markraum konzentrischen Lamellen. Die Knochensubstanz soll sich auf den ersten Blick von der des Salamanders und Axolotls unterscheiden durch die Zartheit der chromophilen Schichten und den außerordentlichen Reichtum ihrer Anastomosen und Fortsätze. Die Hauptrichtung dieser Fortsätze sei vom Markraum nach dem Periost hin orientiert. Ihre Dicke wird auf $^1/_2$—1 μ berechnet. Sie zeigen einen gewundenen Verlauf und entsenden Aestchen, die nicht mehr meßbar sind, sich weiter teilen und mit entsprechenden Aestchen anastomotisch verbinden. Ein reichliches Hyaloplasma erfüllt die Maschen des so entstandenen Netzwerkes. Die Knochensubstanz des Frosches vergleicht Retterer mit derjenigen in der Radiusdiaphyse einer neugeborenen Katze. Aehnlich ist auch die Knochensubstanz von Triton cristatus, die an der Tibia nur 0,05 mm dick ist und 3—4 Reihen von Knochenkörperchen einschließt. Sie besteht aus 4—5 chromophilen Schichten von je 1 μ Dicke, voneinander getrennt durch hellere Lagen. Von den chromophilen Schichten und den Knochenkapseln gehen radiäre Fortsätze aus, die sich reichlich verzweigen und ein überaus feines, reiches Astwerk bilden. Die Grundsubstanz des Knochens vom Frosch und Triton zeichnet sich also aus durch die Zartheit und die reichen Verästelungen der chromophilen Fortsätze. Das in den Maschen des Netzwerkes enthaltene amorphe Protoplasma ist viel reichlicher als bei Siredon und Salamandra. Nach einem kurzen Bericht über das histologische Verhalten der Knochensubstanz von Fulica atra und Cavia cobaya kommt Retterer zu folgendem allgemeinen Ergebnis: Das Knochengewebe der Wirbeltiere besteht aus Zellen und einer intercellulären Grundsubstanz. Die

Zellen sind von recht verschiedener Größe und wechseln in ihren Abständen. Die Grundsubstanz ist stets zusammengesetzt aus einem Gerüstwerk und einer amorphen Masse, die in ihrer Anordnung und in ihren Proportionen wechseln. Die amorphe Masse ist sehr spärlich und arm an mineralischen Bestandteilen. Bei Siredon und Salamandra hat das Gerüstwerk die Form eines Netzes aus dicken, anastomosierenden Fäden mit engen Maschen. Bei Rana und Triton sind die Maschen des Gerüstwerkes weiter, die Fäden oder chromophilen Fortsätze sind zarter, stärker verzweigt und baumförmig verästelt. Die amorphe Masse ist hier reichlicher und enthält eine größere Menge von Kalksalzen. Der Knochen der Vögel und Säugetiere hat eine ausgeprägt lamellöse Struktur. Die dunkeln, chromophilen Lamellen erscheinen sehr gering im Vergleich zu den hellen Lamellen. Die ersteren aber entsenden von ihren Flächen zahlreiche chromophile Aeste, die die hellen Lamellen durchsetzen. Dadurch gewinnt das chromophile netzförmige Gerüstwerk eine große Ausdehnung. In den Maschen dieses Netzes ist eine an mineralischen Bestandteilen reiche amorphe Masse in großen Mengen enthalten. Das Gerüstwerk des Knochengewebes enthält keine bindegewebigen, kollagenen Fasern. Seine geformten Elemente sind alle granuliert, chromophil und anastomotisch verbunden. In dieser Darstellung unterscheidet also Retterer keine zwei verschiedenen Knochenarten innerhalb desselben Knochens. Es ist demnach anzunehmen, daß sich seine Schilderung in gleicher Weise auf die Hauptmasse des zum Markraum konzentrischen Knochens wie auf die Haversschen Lamellensysteme bezieht.

Endlich liegen auch noch einige andere Beobachtungen über das Verhalten der Knochenkörperchen im Periostknochen der Amphibien vor. Die älteste ausführlichere Mitteilung rührt von Quekett (1849) her. Dieser Forscher glaubte an Schliffen und trockenen Knochenblättchen festgestellt zu haben, daß die Knochenzellen in den vier großen Wirbeltierordnungen der Fische, Reptilien einschließlich Amphibien, Vögel und Säuger so deutliche Unterschiede in ihrer Form darbieten, daß man aus ihrem Verhalten die Herkunft eines Knochenstückes aus einer dieser Ordnungen feststellen könne. Er beschreibt die Knochen der Amphibien und Reptilien als kompakt und schwer, aber von geringerem spezifischen Gewicht als diejenigen der Vögel und Säuger. Die Knochenzellen sind bei ihnen sehr groß und von ihnen gehen außerordentlich zahlreiche, der Zellgröße an Ausdehnung und Weite entsprechende Fortsätze ab. Diese sind sehr stark verästelt und bilden mit ihren Zweigen ein dichtes Netzwerk. Am längsten sind die meist in Reihen angeordneten Knochenzellen in kompakten Extremitätenknochen, breitere und kürzere Formen finden sich in flachen Knochenstücken. Bei Perennibranchiaten (Siren, Proteus, Menopoma, Menobranchus, Aolotl) sind die Knochenzellen ganz besonders groß, namentlich bei Siren, aber die Kanälchen sind nicht so zahlreich wie bei Reptilien. Verschiedene Formen von Knochenhöhlen wurden im Einzelnen beschrieben. Außerdem gibt Quekett Abbildungen von Knochenblättchen aus dem Cranium von Menopoma und Siren bei zwei verschiedenen Vergrößerungen von 35 : 1 und 440 : 1. Einige Maßangaben erläutern die Größenverhältnisse der Knochenzellen. Danach schwankt bei Menopoma der lange Durchmesser zwischen $^1/_{450}$ und $^1/_{700}$, der kurze Durchmesser zwischen

$^1/_{1300}$ und $^1/_{2100}$, bei Proteus der lange Durchmesser zwischen $^1/_{570}$ und $^1/_{980}$, der kurze Durchmesser zwischen $^1/_{885}$ und $^1/_{1200}$, bei Siren der lange Durchmesser zwischen $^1/_{290}$ und $^1/_{480}$, der kurze Durchmesser zwischen $^1/_{540}$ und $^1/_{975}$ engl. Zoll. Auch LEYDIG (1853, p. 106) und H. MÜLLER (1858, p. 181) betonen die Größe der Knochenkörperchen und die Weite ihrer Ausläufer bei Salamandra maculosa und namentlich bei Proteus. Beim letzteren sollen nach LEYDIG die Knochenkörperchen bis zu 0,024''' messen. Ihre verästelten Ausläufer hätten bei ihrem Beginn an der Oberfläche des Knochenkörperchens einen Durchmesser von 0,0012—0,0016'''. Die Knochenzellen im Femur des Frosches haben nach v. EBNER (1874, p. 116) folgende Dimensionen: langer Durchmesser 34—60 μ, mittlerer Durchmesser 6—12 μ, kurzer Durchmesser 3,5—6 μ. GEBHARDT (1901, p. 462) fand, daß bei besonders großen Exemplaren von Rana esculenta im Periostknochen die große Achse der Knochenkörperchen longitudinal, die mittlere Achse zirkulär resp. tangential orientiert ist. In Extremitätenknochen von Proteus (p. 463) liegen in der Hauptsache dieselben Befunde vor. Die Knochenkörperchen unterscheiden sich von denen des Frosches nur unwesentlich in der Größe, deutlicher in der Form, denn sie erscheinen auf Tangentialschnitten außerordentlich breit, bisweilen geradezu kreisrund. Ihre Ausläufer zeigen schon bei mittleren Vergrößerungen doppelte Konturen und erweisen sich als Röhrchen.

Von dem Verhalten der Gefäßkanäle in den Röhrenknochen der Amphibien kann man sich nach den vorhandenen kurzen zusammenhangslosen Beobachtungen unmöglich ein Bild machen. Die meisten Autoren sprechen von dem Vorhandensein HAVERSscher Kanäle und Systeme, BRUCH (1852) von Markkanälchen und KASTSCHENKO (1881) von Ernährungskanälen im Gegensatz zu HAVERSschen Kanälen, deren Vorkommen in Anurenröhrenknochen er bestreitet. Nach QUEKETT (1849) enthalten die Knochen der Amphibien und Reptilien nur wenige, aber weite HAVERSsche Kanäle. Bei Perennibranchiaten (Siren, Proteus, Menopoma, Menobranchus, Axolotl) finden sich solche nur in den größten Knochen. LEYDIG (1853, p. 105, 1857, p. 159) vermißte in den Knochen vom Frosch, Landsalamander und Proteus die HAVERSschen Kanäle und erinnert an eine Angabe von GERLACH (Gewebelehre des menschlichen Körpers, p. 130), wonach in den Knochen niederer Tiere die Markkanälchen fast ganz zurücktreten, aber auf Querschnitten durch Röhrenknochen von Fröschen bei genauer Untersuchung doch einzelne, meist in querer Richtung von außen nach innen verlaufende Markkanälchen gefunden werden. LEYDIG stellte an seinen Präparaten fest, daß innerhalb der Röhrenknochen Blutgefäße und Fettzellen in der großen Markhöhle angehäuft waren. BRUCH (1852, p. 120) meint, daß anscheinend die Markkanälchen bei Batrachiern im allgemeinen weniger verbreitet sind als bei höheren Wirbeltiergruppen. Bei unseren einheimischen Fröschen sind nach den Beobachtungen von H. MÜLLER (1860, p. 301) HAVERSsche Systeme, die den Periostknochen durchbrechen, in geringerer Zahl vorhanden als im Humerus von Bufo palmarum. Diese Gefäßkanäle liegen nach v. EBNER (1874, p. 116) in der distalen Hälfte des Femur vom Frosch und werden von Speziallamellen umschlossen, so daß hier das Querschnittsbild des Knochens komplizierter sich darstellt als in der proximalen Hälfte. SCHWALBE (1876, p. 337) spricht nur von einem Ernährungskanal im Humerus von Salamandra

maculosa, dessen äußere Mündung über der Mitte des Skeletteiles liegt und von da aufsteigende Richtung hat. Bei Bergendal (1886) finden wir nur die kurze Bemerkung, daß in vielen Amphibienknochen Haverssche Kanäle vorkommen. Kastschenko (1881, p. 19) stellte fest, daß in den Röhrenknochen der Anuren in der Regel zwei Foramina nutritia, immer an entgegengesetzten Knochenwänden, vorkommen. Außerdem beobachte man noch akzessorische foramina nutritia, über deren Zahl und Unterschied von den eigentlichen Ernährungslöchern nichts ausgesagt ist. Die Ernährungslöcher führen in Ernährungskanäle, die die Knochenwand stets schräg durchsetzen. Die Tibiofibula des Frosches (1882, p. 365) besitzt an der Diaphysenmitte zwei Foramina nutritia, die durch den Markraum hindurch durch ein schräg verlaufendes poröses Knochenröhrchen (Canalis nutritius) verbunden sind (im Querschnitt dargestellt auf Taf. 19, Fig. 2).

Die Beobachtungen von Hertwig (1874) über den Bau der Belegknochen am Amphibiencranium wurden bereits oben (S. 31, 32) besprochen.

Ueber das Knochenmark einzelner Amphibien, namentlich des Frosches, finden sich in der Literatur mannigfache Angaben zerstreut. Diese betreffen vorwiegend histologische Einzelheiten, auf welche einzugehen wir unterlassen. Erwähnenswert erscheint nur die Beobachtung von Ranvier (1888), daß die peripherischen Schichten des Knochenmarks im Femur des Frosches in der Nähe des Knorpels kleine Markzellen ohne Fett einschließen. Eine Schilderung der gröberen Verhältnisse bei verschiedenen Formen und zu verschiedenen Jahreszeiten bringen nur die Abhandlungen von Bizzozero und Torre (1882, 1884), sowie von Marquis (1892). Die ersteren beiden Autoren beobachteten, daß bei Urodelen (Triton cristatus, Salamandra maculosa, Glossoliga Hagenmulleri und Siredon pisciformis) das Knochenmark sehr spärlich ist und nur aus etwas Fettgewebe besteht. Niemals zeigte es hier die Merkmale eines blutbildenden Organes. Dagegen waren in der Milz außerordentlich zahlreiche rote Blutkörperchen in allen Stadien der Teilung vorhanden. Daraus schlossen Bizzozero und Torre, daß hier in der Milz und nicht im Knochenmark die wesentliche Stätte der Blutbildung vorliegt. Anders liegen die Verhältnisse bei Anuren (Rana esculenta, Rana temporaria, Hyla viridis, Bufo vulgaris). Hier enthält das Knochenmark eine wechselnde, oft ansehnliche Menge von Fettzellen. Außerdem ist es reich an in Teilung begriffenen roten Blutkörperchen und stellt somit das blutbildende Organ dar. Zu derselben Ansicht gelangte Marquis (1892) auf Grund von Untersuchungen an Rana fusca. Er stellte hier fest, daß die Blutbildung erwachsener Frösche hauptsächlich im Knochenmark vor sich geht und Leber und Milz bei diesem Vorgang keine Rolle spielen. Das Knochenmark „funktioniert periodisch, indem auf ein absolutes Ruhestadium im Herbst und Winter ein durch exzessive Tätigkeit ausgezeichnetes Stadium im Spätfrühling und Frühsommer folgt, welches während des Sommers in allmählicher Reihenfolge bis zum Herbst in absolute Funktionseinstellung übergeht. — Dementsprechend präsentiert sich das Knochenmark im Herbst und Winter als Fettmark, im Frühling und zu Anfang des Sommers als lymphoides und zuletzt als fetthaltiges lymphoides Mark resp. lymphoides Fettmark im Spätsommer. -- Diese periodischen Metaplasieen verlaufen in der Weise, daß im Epiphysenmark sämtlicher Röhrenknochen das lymphoide Mark zuerst auftritt und zuletzt sich erhält.“

Versuchen wir endlich, aus der vorhandenen reichen Literatur uns einen Ueberblick über die Vorgänge bei der Ossifikation der Amphibienknochen zu verschaffen. Alle hierauf bezüglichen Angaben zu sammeln, erscheint als eine überaus schwierige und zeitraubende Aufgabe, da zahlreiche Abhandlungen, die sich mit der Entwicklung des Amphibienskelettes beschäftigen, gar keine oder nur ganz geringe Beobachtungen über den allmählichen Ausbau des Knochenbaues enthalten. Wir beschränken uns deshalb wesentlich auf das Studium derjenigen Untersuchungsreihen, die speziell den Ossifikationsprozeß zum Gegenstand haben. Die feineren histologischen Vorgänge, namentlich im Knorpel, können im Hinblick auf die uns beschäftigenden Fragen hier unberücksichtigt bleiben.

Die Verknöcherung der langen Skeletteile beginnt, wie zahlreiche Forscher feststellten (Dugès 1834; Bruch 1852, p. 90; Levschin 1872; Götte 1879; Kastschenko 1881; Bugnion 1898) mit der Ablagerung einer perichondralen oder periostalen Knochenschale um den mittleren Diaphysenabschnitt der knorpeligen Anlage. Nach der Darstellung von Bruch (1852) zeigen sich die ersten Spuren der Verknöcherung am Humerus der Froschlarve zu einer Zeit, wo die obere Extremität noch unter der Haut verborgen ist. Es entsteht zuerst um den scharf abgegrenzten Knorpel der Diaphyse eine strukturlose Scheide, und später erfolgt auf diese eine netzförmige Ablagerung, in deren Maschenräumen sich kleine, blasse, glänzende Körperchen finden. In histologischer Beziehung soll im ganzen Uebereinstimmung mit den Befunden beim Hühnchen bestehen, die Bruch etwas ausführlicher schildert. Danach ist die strukturlose Scheide scharf begrenzt und wird mit der Chordascheide verglichen. Sie erscheint sehr deutlich durch Kalilauge, welche die umgebenden Gewebe durchsichtig macht und auflöst. Bruch gelang es auch, diese glashelle Scheide isoliert darzustellen durch Ausdrücken der von ihr umschlossenen Knorpelmasse. Sie „steht nach außen mit dem allgemeinen Bildungsgewebe in Kontakt, worin sich schon einzelne unreife Bindegewebsbündel neben viel amorpher oder feinkörniger Masse unterscheiden lassen.“ Das Periost ist angedeutet durch längsovale Kerne, die an der Oberfläche hinziehen.

Mit der von Bruch als erste Anlage des Periostknochens bei Amphibien beschriebenen strukturlosen Scheide beschäftigt sich auch Levschin (1872, p. 276). Er findet, daß sie sich später weder durch chemische Reaktion, noch durch genetisches Verhalten von einer Knochenschale unterscheidet, und sagt: „Der Unterschied bezieht sich nur auf die Form der Knochenhöhlen.“ Worin dieser beruht, wird nicht mitgeteilt. Auch fehlen, ebenso wie bei Bruch, nähere Angaben über die untersuchten Amphibienarten. Eine netzförmige Ablagerung auf der strukturlosen Scheide hat Levschin nicht gesehen. Nach seiner Ansicht stellt die strukturlose Scheide nur die allerjüngste Stufe der knöchernen Kortikalschicht dar. In letztere seien polygonale Zellhöhlen eingebettet, die sich am zahlreichsten in der Gegend der Diaphysenmitte vorfinden, dort, wo die Kortikalhülle am dicksten ist. Gegen die Epiphysen zu kommen nur einzelne, sehr zerstreute Zellen in der periostalen Knochenschale vor.

Die ausführlichste Darstellung des Ossifikationsprozesses im Amphibienskelett hat Kastschenko (1881) gegeben. Sie bezieht sich auf Rana esculenta, Rana temporaria, Bufo viridis und Hyla

viridis, die alle im wesentlichen übereinstimmende Befunde zeigten, und behandelt sowohl die Röhrenknochen (Femur, Humerus, Tibiofibula, Ulnoradius, Talus, Calcaneus, Metatarsus, Metacarpus, Phalangen) als auch die übrigen unregelmäßiger geformten Skeletteile. Es zeigte sich, daß die an den Röhrenknochen zur Beobachtung kommenden Entwicklungsvorgänge für das gesamte Skelett typisch sind und in allen Knochen mit größeren oder geringeren Modifikationen wiederkehren. Wir können uns deshalb hier auf eine Berücksichtigung der Darstellung KASTSCHENKOS über die Röhrenknochen beschränken, zumal diese bei unseren Untersuchungen im Vordergrunde stehen. Einige besondere Eigentümlichkeiten, auf die wir nicht näher einzugehen brauchen, zeigen die Phalangen (p. 24, 25). Dasselbe gilt von den Bemerkungen GÖTTES (1879, p. 12) über diese Skeletteile bei Triton taeniatus und cristatus. Auch KASTSCHENKO hat, ähnlich wie BRUCH und im Gegensatz zu LEVSCHIN, die Beobachtung gemacht, daß die erste periostale Knochenlamelle sich in ihrer Struktur von den später gebildeten Schichten unterscheidet. Die periostale Ossifikation beginnt bei 5 mm langen Larven von Bufo viridis zu einer Zeit, wo zwischen der knorpeligen Anlage des Skeletteiles und dem umgebenden Bindegewebe keine scharfe Grenze vorhanden ist und das Perichondrium zwei Schichten unterscheiden läßt, die nicht so mächtig entwickelt sind wie bei Säugern (p. 3, 4). Die erste periostale Knochenlamelle entsteht ohne Sichtbarwerden von Osteoblasten in der Gegend der Diaphysenmitte, und erst im weiteren Verlauf der Bildung von Periostknochen treten Osteoblasten hervor, die aus Zellen des Periostes unter Größenzunahme hervorgehen und sich epithelienartig der zuerst gebildeten Knochenschicht anlagern (p. 20, 21). Die ohne Vermittlung von Osteoblasten entstehende erste Knochenschicht schließt an der Diaphysenmitte Zellen ein, wird aber bei ihrer Ausdehnung nach den Diaphysenenden hin zellenlos. Sie ist strukturlos und durchsichtig und stellt die oben erwähnte innerste homogene Schicht des Periostknochens im ausgebildeten Knochen dar, die sich allmählich bis zu den Diaphysenenden ausdehnt (p. 22). Die zuerst gebildeten Schichten des Periostknochens sind die längsten, die folgenden werden immer kürzer (p. 24).

Auf BRUCHS strukturlose Scheide ist wohl auch die Angabe von SCHAUINSLAND (1905, p. 494) zu beziehen, wonach bei der Verknöcherung der Urodelenwirbelsäule zuerst eine dünne zellenlose Knochenhülse um den Wirbelkörper auftritt. Von anderen Autoren, die diese Knochenhülse bereits beobachteten und in verschiedener Weise deuteten, nennt SCHAUINSLAND nur HASSE, FIELD und KAPELKIN. Die weitere Ausbildung der periostalen Knochenschale schildert er mit folgenden Worten: „Später wird der anfangs äußerst dünne Knochen sowohl am Wirbelkörper als auch an den Bögen durch sekundäre Auflagerungen von ‚Faserknochen‘ (GEGENBAUR) oft beträchtlich verdickt, wobei er dann auch zellenhaltig wird, indem die ursprünglichen Zellen des skleroblastischen Bindegewebes zu Knochenzellen werden.“ Nach den Beobachtungen von KASTSCHENKO (1881, p. 20) ist die erste periostale Knochenschale um den mittleren Diaphysenabschnitt nicht kontinuierlich angelegt, sondern es werden in derselben von vornherein Lücken für die späteren Ernährungslöcher des Knochens ausgespart. Dagegen schildert LEVSCHIN (1872, p. 289), ohne nähere Angaben über sein Untersuchungsmaterial zu

machen, daß erst später in der Knochenrinde an der Diaphysenmitte 1—2 Oeffnungen für den Durchtritt von Blutgefäßen auftreten. Auch Bugnion (1898) scheint nach den sehr kurzen Mitteilungen über seine Beobachtungen an Embryonen von Triton, Salamandra, Siredon und Proteus eine anfangs kontinuierliche und nicht von Lücken unterbrochene periostale Knochenbildung anzunehmen.

An die perichondrale Ossifikation schließt sich bei vielen Amphibien (Levschin 1872; Götte 1879, Triton taeniatus und cristatus; Kastschenko 1881, Rana esculenta, Rana temporaria, Bufo viridis, Hyla viridis; Bugnion 1908, Triton, Salamandra, Siredon, Proteus) ein zweiter Verknöcherungsprozeß an, der sich innerhalb der knorpeligen Grundlage des Skeletteiles abspielt und den wir nach dem Vorschlag von Kastschenko als endostalen bezeichnen wollen. Ein solcher wird nur von Wolff (1884) für das Femur des Frosches bestritten.

Ueber den Zeitpunkt des Beginnes der endostalen Verknöcherung finden wir nur bei Götte die Angabe, daß sie in den vorderen und hinteren Gliedmaßen von Tritonen erst nach der Metamorphose einsetzt. Im übrigen verdanken wir Kastschenko (1881) die ausführlichste Darstellung der Vorgänge bei der endostalen Ossifikation von Anurenknochen. Nach seiner Schilderung dringen durch die Lücken der periostalen Knochenrinde Fortsätze der inneren Periostschicht in die unverkalkte knorpelige Anlage des Skeletteiles ein und bilden hier nach Schwund von Knorpelteilen in der Gegend der Diaphysenmitte den primordialen Markraum (p. 5). Nach Levschin (1872, p. 289) können auch zwei Markräume auftreten, die später zusammenfließen. Unter fortschreitendem Zerfall der unverkalkten mittleren Knorpelpartieen vergrößert sich der primordiale Markraum zur Markhöhle, die nach proximal und distal von Knorpel, und nach den Seiten durch die periostale Knochenmasse begrenzt wird. Es wird also anfangs der in der Achse des Skeletteiles gelegene Knorpel im mittleren Diaphysenabschnitt gänzlich zerstört, während er an den beiden Enden nach Länge und Dicke zunimmt. Später schreitet die Knorpelauflösung in der Achse des Skeletteiles lebhafter vorwärts als in der Peripherie, und so bleibt hier an beiden Enden der Diaphyse ein dünnwandiger Knorpelzylinder erhalten, der mit dem Epiphysenknorpel zusammenhängt (Kastschenko 1881, p. 7, Taf. 1, Fig. 6, Längsschnitt durch eine zweite Phalanx von Rana esculenta). Dieser Knorpelzylinder bleibt auch später bestehen. Er bildet nach Kastschenko eines der wichtigsten Architekturelemente des Knochens und wird von ihm als wandständiger Knorpel bezeichnet. In manchen Phalangen erstreckt sich der wandständige Knorpel durch den ganzen Skeletteil hindurch. Es wird also hier die knorpelige Anlage auch in der Diaphysenmitte nicht vollständig eingeschmolzen, sondern nur in ihren axialen Teilen. In späteren Stadien wird mit der Annäherung des Einschmelzungsprozesses an die breiteren Knorpelstücke der Diaphysenenden die Knorpelauflösung noch geringer. Es fällt ihr nicht der ganze mittlere Teil der Knorpelmassen zum Opfer, sondern nur kanalartige Züge derselben, so daß Knorpelbalken zwischen den aufgelösten Teilen stehen bleiben und in die Enden der Markhöhle einragen. Der Knorpel wird kanalisiert. Erst jetzt macht sich Verkalkung der noch vorhandenen Knorpelmassen bemerklich (p. 7). Es geht also aller unverkalkter Knorpel zugrunde.

Bereits nach Ausbildung des ersten Markraumes, den ein von der inneren Periostschicht in der Hauptsache abstammendes Knochenmarkgewebe erfüllt, „fangen die der inneren Fläche des periostalen Knochens anliegenden Markzellen an, sich zu vergrößern und die betreffende innere Knochenfläche epithelienartig zu überziehen.“ Sie werden zu Osteoblasten und liefern eine intramedulläre Knochenschicht, die aber nicht an allen Punkten der periostalen Rinde abgelagert wird (p. 11, 12), sondern gerade in der Diaphysenmitte fast ganz oder auch ganz ausbleibt. „Zwischen dem periostalen Knochen und der intramedullären Lamelle bleibt eine feine Linie übrig, welche die Grenze zwischen den beiden Knochenarten markiert —.“ Kastschenko nennt diese Linie die perichondrale Grenzlinie. In späteren Stadien der endostalen Verknöcherung werden auch auf die Reste des Diaphysenknorpels Knochenlamellen abgelagert. Diese gesamte innerhalb der Knorpels resp. des an seine Stelle getretenen Markraumes sich abspielende Knochenbildung ist eine neoplastische. Kastschenko (p. 15) betont besonders, daß die intramedulläre neoplastische Ossifikation der Anuren keine enchondrale Ossifikation im Sinne Strelzoffs sei, da sie nicht in geöffneten Knorpelhöhlen stattfinde, sondern an der Fläche der unzerstört gebliebenen Knorpelbalken sich abspiele. „Infolgedessen fehlen hier diejenigen Gebilde, welche die endochondrale Knochenbildung bei Säugetieren charakterisieren, nämlich: säulenförmige Anordnung der Knorpelzellen, Verkalkungsrand, Granulationsräume, Glomeruli ossei usw.“

Zu der neoplastischen intramedullären Ossifikation soll nun noch eine metaplastische hinzutreten, durch welche nach der Schilderung von Kastschenko auch die unzerstört gebliebenen Balken des Diaphysenknorpels in Knochen umgewandelt werden. Es geht ihr also stets eine Verkalkung und Kanalisation des Knorpels voraus. Auch Bugnion (1908) glaubt, daß an den beiden Enden des Markraumes eine metaplastische Verknöcherung stattfindet, während Bergendal (1886) meint, daß bei der Ausbildung der Amphibienknochen metaplastische Verknöcherungen von größerer Bedeutung nicht angenommen zu werden brauchen und auch nicht sicher nachgewiesen sind.

Nur von Kastschenko (1881, p. 13) ist eine ausführliche Beschreibung des metaplastischen Ossifikationsprozesses geliefert worden, die wir hier mit seinen eigenen Worten wiedergeben: „Der Metaplasie des Knorpels geht immer die Verkalkung der Knorpelgrundsubstanz voraus. Zu dieser Zeit sind die die Knorpelkanäle trennenden Knorpelbalken schon verkalkt. Die metaplastische Knorpelverknöcherung geht auf zwei verschiedene Weisen vor sich: zirkumskript und diffus. Bei der zirkumskripten Metaplasie des Knorpels treten die Knorpelkapseln (Fig. 12a) viel deutlicher hervor und werden sehr scharf konturiert. An doppelt tingierten Präparaten beobachtet man, daß dieselben gemischt oder rosarot, aber sehr schwach gefärbt werden. Etwas später färben sich die Kapseln durch Karmin sehr intensiv, und da die Knorpelgrundsubstanz mit Hämatoxylin dunkelblau tingiert wird, so erhält man an doppelttingierten Präparaten ein zierliches Bild: auf einem dunkelblauen Felde sind scharf konturierte, mehr oder weniger intensiv rot gefärbte Ringe (*c*, *g*) zerstreut, welche je eine Zelle enthalten. Nach der Ossifikation der Knorpelkapseln schreitet der Verknöcherungsprozeß weiter fort: die den ossifizierten

Knorpelkapseln unmittelbar anliegende Knorpelgrundsubstanz fängt auch an zu verknöchern, wobei um die betreffenden Knorpelkapseln herum ein Hof (*d*, *c*) erscheint, der an doppelttingierten Präparaten entweder ganz ungefärbt und hell oder violett rosarot und später purpurrot tingiert wird und genau dieselben Farbennuancen darbietet, welche man an den in Ossifikation begriffenen und oben besprochenen Knorpelkapseln beobachtet. Bei diesem Untersuchungsmodus ist jede Knorpelkapsel ein Mittelpunkt, von dem aus der Ossifikationsprozeß nach allen Richtungen hin auf die Knorpelgrundsubstanz sich verbreitet und Knochenterritorien bildet, welche mehr oder weniger zirkumskript erscheinen. In der Regel beginnt die Metaplasie der Knorpelkapseln an peripheren Partieen der Knorpelbalken und schreitet gegen die Mitte derselben fort. Mit der fortwährenden Knochenentwicklung vergrößern sich die Knochenterritorien (Fig. 16) und fließen zusammen, indem dieselben in der Längsachse des betreffenden Knochenbalkens sich begegnen und merkwürdigerweise eine Linie (*b*) an der Stelle des Zusammenstoßens hinterlassen, welche dem von Tomes und de Morgan als Zerstörungs- und von Strelzoff als interterritoriale Linie beschriebenen Gebilde ähnlich ist. Diese Linie bleibt permanent, geht wellenförmig der Längsachse des Knorpelbalkens nach und wird durch nichts weniger als durch eine Knochenzerstörung gebildet. Indem der eben beschriebene Ossifikationsvorgang vor sich geht, schwindet die Grenze zwischen den ossifizierten Knorpelkapseln und der in Ossifikation begriffenen Knorpelgrundsubstanz. Die rundlichen Knorpelbalken (soll wohl Knorpelzellen heißen? Ref.) werden unregelmäßig, eckig, später sternförmig (Fig. 12 a, b, c, d, e) und entwickeln kommunizierende Ausläufer. So geht der Knorpel direkt in Knochen über, wobei die Knorpelgrundsubstanz zu Knochengrundsubstanz und die Knorpelhöhlen zu Knochenhöhlen werden. Verläuft die Knorpelverknöcherung diffus (Fig. 16 c), so beobachtet man an doppelttingierten Präparaten, daß die Knorpelbalken an ihren Rändern farblos oder gemischt gefärbt erscheinen, so daß sie mit einem hellen, violett oder rosarot gefärbten Saum umgeben zu sein scheinen. Der Saum selbst ist nichts anderes als die in Ossifikation begriffene Grundsubstanz der Knorpelbalken. Etwas später wird der Saum mit Karmin intensiv rot gefärbt und geht in die blau gefärbte Knorpelgrundsubstanz so unmerklich über, daß zwischen beiden eine neutrale Zone entsteht, welche weder der Knochen- noch der Knorpelgrundsubstanz mit Sicherheit zugezählt werden kann und an doppelttingierten Präparaten alle die schon erwähnten Farbennuancen darbietet. Die metaplastische Verknöcherung beginnt also an den Rändern der Balken, und von hier aus verbreitet sie sich weiter. In diesem Falle treten die Knorpelkapseln nicht deutlich hervor, fließen mit der Knorpelgrundsubstanz zusammen und ossifizieren, je nachdem der Verknöcherungsvorgang die betreffenden Stellen erreicht. Bei der diffusen Metaplasie, welche viel seltener als die zirkumskripte vorkommt, werden keine interterritorialen Linien gebildet.“ Die beiden metaplastischen Ossifikationsvorgänge kommen nicht immer so rein vor, wie eben beschrieben wurde. „Manchmal gehen die beiden Vorgänge gemischt vor sich, aber so, daß dieselben sehr gut beobachtet und voneinander unterschieden werden können. Die metaplastisch ossifizierten Knorpelbalken werden durch die an ihrer Fläche stattfindende und intramedullär verlaufende neoplastische

Verknöcherung (Fig. 12 und 16) verstärkt. Die Grenze zwischen der intramedullär gebildeten und der metaplastisch entstandenen Knochensubstanz ist verwischt, man kann nicht mit Bestimmtheit sagen, wo die eine aufhört und die andere beginnt.“

Am Schlusse dieser Uebersicht über den Verknöcherungsvorgang in den Röhrenknochen der Amphibien erwähnen wir zwei kurze Mitteilungen über die Ossifikation der kurzen Elemente von Carpus und Tarsus. Dieselben verknöchern nach Götte (1879, p. 13) bei Triton taeniatus und cristatus nur im Innern nach der Metamorphose, während nach Bergendal (1886) „die kurzen Knochen schon bei den Amphibien“ sich durch einen eigentümlichen Ossifikationsprozeß auszeichnen sollen.

Ueber die weiteren Wachstumsvorgänge an den Amphibienknochen finden wir in der Literatur nur wenige und meist kurze Angaben. Diese Wachstumsvorgänge sind deshalb von besonderem Interesse, weil, wie vor allem Kastschenko (1881, p. 16) und Ranvier (1888) betonen, das Wachstum der Knochen bei den Amphibien, speziell den Fröschen, nicht zu einer gegebenen Zeit stillsteht, sondern das ganze Leben hindurch anhält. Man kann deshalb auch noch bei den größten Fröschen, z. B. bei Rana esculenta von 9 cm Kopfsteißlänge, nach den Beobachtungen von Kastschenko die Erscheinungen der Knochenentwicklung studieren.

Schwalbe (1876, p. 337) hat nachgewiesen, daß der Humerus von Salamandra maculosa am distalen Ende stärker wächst als am proximalen.

Wolff (1884) glaubt, daß die Schichtung des Knochens in der Diaphyse des Femur vom Frosch wohl ein Ausdruck seines periodischen Wachstums ist.

Ausführliche Darlegungen über die ferneren Wachstumsprozesse an dem in den Grundzügen ausgebildeten Amphibienknochen finden wir nur bei Kastschenko (1881, p. 37 ff.). Seine Beobachtungen führen ihn zu der Annahme, daß eine beträchtliche Rolle bei der Größenzunahme der Skeletteile die Expansion der Knochensubstanz spielt, da keine Erscheinungen nachweisbar waren, die auf eine Knochenzerstörung während des Wachstums zu schließen gestatteten und doch offenbar der Durchmesser des Markraumes mit der Längenzunahme des Skeletteiles sich vergrößert. Zum Beweis für diese letztere Angabe teilte Kastschenko folgende Tabelle mit, die sich auf Rana esculenta bezieht und die Maße in mm angibt:

Länge des Tieres	Länge des Femur	kleinster	größter	kleinster	größter
		Querdurchmesser des Markraumes in der Höhe des Foramen nutritium		Querdurchmesser des Knochens in derselben Höhe	
25	10	0,208	0,234	0,442	0,468
28	11	0,260	0,286	0,468	0,494
36	13	0,338	0,390	0,520	0,598
51	24	0,598	0,702	0,858	0,988
56	25	0,546	0,598	0,780	0,910
60	28	0,676	0,728	0,936	1,014
66	30	0,592	0,702	1,040	1,144
68	31	0,728	0,806	1,066	1,144
75	33	0,520	0,780	1,504	1,612
90	39	0,676	0,780	1,378	1,632
92	39	0,728	0,806	1,872	1,872

Wenn auch die Durchmesser des Markraumes der Länge des Knochens nicht genau proportional sind, so ist doch eine allmähliche Zunahme des Markraumdurchmessers unverkennbar während der Längenzunahme des Femur von 10 auf 24 mm. Von da an bis zur Länge von 39 mm machen sich offenbar recht beträchtliche individuelle Schwankungen bemerklich, und es scheint ein gewisses Maximum des Markraumdurchmessers erreicht zu sein. Voraussetzung für die Beurteilung dieser Maße ist natürlich, daß die „Höhe des Foramen nutritium“ immer dieselbe bleibt und die Maße an einander völlig entsprechenden Stellen genommen wurden. Dann ist es unbestreitbar, daß der Markraumdurchmesser sich zwischen 10 und 24 mm Gesamtlänge des Femur etwa auf das Dreifache vergrößert. Die Dicke der periostalen Knochenschale nimmt ziemlich konstant mit der Länge des Femur zu und zeigt nur geringe individuelle Schwankungen. Das wichtigste Argument gegen die Annahme einer Markraumerweiterung durch Resorption von Knochensubstanz ist neben der konstanten Dickenzunahme des Periostknochens die Angabe von KASTSCHENKO, daß auf Längsschnitten die innere Grenze des Periostknochens gegen den Rest des Diaphysenknorpels und den endostalen Knochen stets eine fortlaufende gleichmäßige Linie bildet, sowohl in den großen Röhrenknochen, an deren Diaphysenmitte die intramedulläre Knochenbildung fehlt, wie in den kleineren Skeletteilen, z. B. Phalangen, bei denen der Markknochen sich durch die ganze Diaphysenlänge hindurchzieht. Auch an den kurzen Skeletteilen, z. B. den Wirbeln, fand KASTSCHENKO keine Anzeichen für Resorption von periostaler Knochensubstanz. Auch die aus Metaplasie von Resten des Diaphysenknorpels entstandenen Spongiosabalken sollen nicht zerstört werden. Man könne noch beim erwachsenen Frosch solche Balken nachweisen, die unzweideutig ihre Entstehung aus metaplastisch verändertem Knorpel erkennen ließen. KASTSCHENKO betont, daß die die Knorpelkanäle trennenden Knorpelbalken typisch angeordnet sind und nach der metaplastischen Verknöcherung stationär bleiben. Danach müßte also, wenn wirklich die Spongiosabalken niemals zerstört werden, die Länge derselben entsprechend der Länge des Skeletteiles sehr beträchtlich sich vergrößern und von einem gewissen Entwicklungsstadium an die Länge des einheitlichen Markraumes konstant bleiben. Messungen darüber scheinen bisher nicht vorgenommen worden zu sein. Gegen die Annahme einer Resorption von Spongiosabalken spricht noch deren Verwendung als Wachstumsflächen, da sich auf ihnen Reihen von Osteoblasten anordnen und, allerdings nicht bedeutende, Schichten von Markknochen ablagern. Vielkernige Zellen fand KASTSCHENKO (1881, p. 40, 41) am Beginn der Bildung des primordialen Markraumes gar nicht. Bei dessen Vergrößerung erscheinen sie und sind am zahlreichsten bei der Kanalisation des Knorpels. Sie liegen entweder frei zwischen den Markzellen oder in den Lakunen des Knorpels. Bei der Bildung der Knochenbalken traf KASTSCHENKO vielkernige Zellen an den Knochenflächen, aber durchaus nicht so reichlich wie in den Knorpelkanälen. Auch den intramedullären Knochenflächen liegen vielkernige Zellen an, aber nur an periostalen Knochenflächen liegen sie, und zwar meist, in Lakunen eingebettet. Wo und in welchem Umfang dies der Fall ist, gibt KASTSCHENKO nicht an. Welche die Bedeutung der vielkernigen Zellen für die Knochenentwicklung ist, konnte KASTSCHENKO nicht

ergründen. Er vermochte nur festzustellen, „daß die Knochenbalken, an welchen man diese Gebilde findet, ihre Integrität bewahren und mit der Zeit mächtiger werden". An äußeren Knochenflächen fand KASTSCHENKO weder vielkernige Zellen noch Lakunen. Auch KÖLLIKER (1873, p. 64) hat sich vergebens bemüht, an Amphibienknochen äußere Resorptionsflächen nachzuweisen. Auf welche Formen und auf welche Knochen sich seine Untersuchungen erstreckten, ist nicht mitgeteilt. Bei der Unvollständigkeit der Angaben KASTSCHENKOS über die Osteoklasten und HOWSHIPschen Lakunen im Markrauminnern und seiner Unsicherheit über die Bedeutung dieser Gebilde scheint es doch nicht ausgeschlossen, daß sie bei der Vergrößerung der Markhöhle auch hier eine größere Rolle spielen, als die von KASTSCHENKO angenommene Expansion der Knochensubstanz. Die letztere sucht KASTSCHENKO ferner zu beweisen durch ein näheres Eingehen auf die Form und Lagerungsbeziehungen der Knochenkörperchen. Im wachsenden Knochen kommen Teilungserscheinungen von Knochenkörperchen vor, insofern verhältnismäßig große Höhlen zwei Kerne enthalten oder zwei Knochenhöhlen, die dicht nebeneinander gelegen sind, durch kurze, dicke Brücken in Verbindung stehen. Diese Teilungserscheinungen nehmen mit dem fortdauernden Knochenwachstum ab und fehlen bei alten Tieren fast ganz. In zwei Tabellen stellte KASTSCHENKO eine sehr große Zahl von Messungen über die Abstände der Knochenkörperchen in Femora von Rana temporaria verschiedenen Alters zusammen. Diese Tabellen lehren, daß die Abstände der Knochenkörperchen voneinander in der Höhe des Foramen nutritium mit dem Alter des Tieres bis zu einer gewissen Wachstumsgrenze nach allen Richtungen hin zunehmen und dann etwa konstant bleiben. Die Zunahme der Abstände der Knochenkörperchen ist in späteren Stadien so beträchtlich, daß es nach Ansicht von KASTSCHENKO ausgeschlossen ist, sie mit STEUDENER dadurch zu erklären, daß die peripheren Partieen des Protoplasmas der Knochenzellen zur Bildung der Knochengrundsubstanz verbraucht werden, wobei die Knochenhöhlen sich verkleinern. Er kann diese Erscheinung deshalb nur durch Expansion der Knochensubstanz erklären, die nach dem Ergebnis der Messungen von einem gewissen Alter des Tieres an im mittleren Teil der Diaphyse aufhören würde, während sich auch dann noch in den Endabschnitten in Teilung begriffene oder sehr nahe beieinander liegende Knochenkörperchen nachweisen lassen. Durch das interstitielle Wachstum der Knochensubstanz im mittleren Diaphysenabschnitt kommt eine Erweiterung des Markraumes zustande, die bei Rana esculenta bereits bei einer mittleren Größe des Tieres ihr Ende erreicht, bei Rana temporaria aber, wie aus KASTSCHENKOS Tabelle V ersichtlich ist, während des ganzen Lebens fortschreitet. Hier ist sie darauf zurückzuführen, daß der Abstand der Knochenhöhlen voneinander „in der Richtung nach dem Umkreis des Knochens" dauernd zunimmt, während, wie gesagt, im übrigen die Abstände von einer mittleren Größe des Tieres an konstant bleiben. Neben der Expansion nimmt KASTSCHENKO auch eine Apposition von Knochensubstanz als Ursache der dauernden Dickenzunahme der periostalen Knochenschale an, da deren Außenfläche auch im allerspätesten Lebensalter des Tieres mit Osteoblasten bedeckt ist. Aehnliches hat auch schon viel früher GEGENBAUR (1867, p. 216) beobachtet, der auf Querschnitten durch Röhrenknochen von Rana und Bufo die ganze Oberfläche des

Knochens mit einer kontinuierlichen Schicht von Osteoblasten bedeckt sah. Er fand die Osteoblasten häufig mehrfach übereinander liegend und an Form und Volum sehr mannigfaltig, wie er auf Taf. 3, Fig. 3 abbildet. Die Frage des interstitiellen Knochenwachstums hat in der Literatur eine sehr ausgedehnte Erörterung erfahren. Sie darf als zugunsten des appositionellen Knochenwachstums entschieden angesehen werden, und wir können es uns hier versagen, auf die geschichtliche Entwicklung dieser Erkenntnis näher einzugehen. Untersuchungen, die sich bemühen, speziell an Amphibienknochen den Darlegungen von Kastschenko über die Expansion der Knochensubstanz entgegenzutreten, sind mir nicht bekannt geworden. Wir können nur darauf hinweisen, daß v. Ebner bereits 1877 (p. 116) die innersten Knochenlamellen des Froschoberschenkels teilweise zerstört und von Howshipschen Lakunen wie ausgenagt gesehen hat, und ferner die kurze Mitteilung von Fürst über die Arbeiten von Bergendal (1886) erwähnen, nach dessen nicht näher begründeter Ansicht das Wachstum der Amphibienknochen hauptsächlich durch abwechselnde Resorptions- und Appositionsvorgänge vor sich geht. Welche Formen von ihm untersucht wurden, ist nicht mitgeteilt. Die Probleme, die den Gegenstand der vorliegenden Untersuchung bilden, lassen ein näheres Eingehen auf die Frage des Knochenwachstums an der Hand der Angaben von Kastschenko als entbehrlich erscheinen.

Ganz dürftig nur sind unsere Kenntnisse über den Bau der kurzen Elemente von Carpus und Tarsus, soweit sie überhaupt verknöchert sind (vgl. oben S. 64). Nach den Angaben von Braus (1904, p. 287, Anmerkung) unterbleibt die Verknöcherung bei allen Perennibranchiaten und bei Geotriton, während Bergendal (1886) sagt, daß in den Carpalien und Tarsalien der Amphibien wirkliches Knochengewebe auftritt. Kastschenko (1881) rechnet Talus und Calcaneus von Rana, Bufo, Hyla mit zu den Röhrenknochen und übergeht die übrigen Bestandteile des Tarsus wie alle des Carpus. Götte (1899, p. 13) endlich beobachtete enchondrale Verknöcherung im Carpus und Tarsus von Triton cristatus und taeniatus. Daß in der Literatur noch einzelne ähnliche Angaben zerstreut vorliegen, die von mir übersehen wurden, scheint sehr wahrscheinlich, doch ist eine vollständige Sammlung derselben kaum erreichbar.

Uebersicht des untersuchten Materiales.

In der folgenden Zusammenstellung der zu unserer Untersuchung verwandten Urodelenspecies ist versucht worden, die in einzelnen Punkten voneinander abweichenden Einteilungen und Bezeichnungen der Werke von Leunis (1883), Haeckel (1895), Hertwig (1900), Gadow (1901), Claus-Grobben (1905) gleichzeitig zum Ausdruck zu bringen.

A. Ichthyoidea, Perennibranchiata, Fischmolche.
  I. Phanerobranchiata.
    a) Proteidae.
      1. Proteus anguineus
      2. Necturus maculatus, Menobranchus lateralis.
    b) Sirenidae.
      1. Siren lacertina
      2. Pseudobranchus striatus.

II. Cryptobranchiata, Derotremata, Amphiumidae.
1. Cryptobranchus japonicus, Megalobatrachus maximus, Sieboldia maxima.
2. Menopoma (Cryptobranchus) alleghaniense
3. Amphiuma means

B. Caducibranchiata, Salamandridae.

I. Lechriodonta.

a) Desmognathinae.
1. Desmognathus fuscus
2. Desmognathus quadrimaculatus
3. Desmognathus brimleyorum
4. Desmognathus ochrophaeus.

b) Plethodontinae.
1. Spelerpes ruber
2. Manculus quadridigitatus
3. Plethodon glutinosus
4. Batrachoseps attenuatus
5. Stereochilus marginatus.

c) Amblystomatinae.
1. Amblystoma opacum
2. Amblystoma mexicanum.

II. Mecodonta, Salamandrinae.
1. Salamandra maculosa.
2. Salamandrina perspicillata
3. Triton vulgaris s. taeniatus
4. Triton pyrrhogaster
5. Triton (Diemyctylus) torosus
6. Triton (Diemyctylus) viridescens.

Technische Bemerkungen.

Bei weitem die meisten untersuchten Extremitäten stammen von Tieren aus den Vorräten der anatomischen Anstalt zu Jena, bei welchen Angaben über die angewandte Fixation fehlen. Nach dem äußeren Aussehen zu urteilen, handelt es sich meist wohl um Alkohol-, gelegentlich auch um Formalinkonservierung. Für die Fixation derjenigen wenigen Tiere, die lebend in meine Hände kamen, verwandte ich Zenkersche Flüssigkeit oder Chromessigsäure. Wo dies geschah, findet sich ein kurzer Hinweis in den das Material betreffenden Bemerkungen, die den einzelnen Beschreibungen in kleinerem Druck vorangehen. Für die Entkalkung bedienten wir uns nach einigen wenigen anderen Versuchen ausschließlich der von v. Ebner empfohlenen Methode. Die Stücke kamen, je nach ihrer Größe, für kürzere oder längere Zeit in eine Kochsalz-Salzsäure-Lösung von verschiedener Konzentration, bis sie biegsam wurden. Die meisten Objekte wurden in Boraxkarmin durchgefärbt, in Paraffin, seltener in Celloidin eingebettet und in ziemlich dicke Serienschnitte zerlegt, deren Zahl oft sehr beträchtlich war. Im Interesse vollständiger Uebersicht war diese Umständlichkeit nicht zu umgehen. Die Schnitte wurden dann meist mit Hämalaun nach P. Mayer und Eosin nachgefärbt und in Damarlack eingelegt. In einer Reihe von Fällen wurden noch andere Methoden zu Hilfe genommen, um feinere Strukturen, namentlich

Faserungen, deutlicher sichtbar zu machen. So untersuchten wir ungefärbte und gefärbte Schnitte auch mit großem Erfolg in Wasser oder dünner Glyzerinlösung. Ferner wurde gefärbt mit Hämatoxylin nach MALLORY, Pikrorubin nach HANSEN und KULTSCHITZKY, Hämatotoxylin nach DELAFIELD, Gentianaviolettanilinwasser-Jodjodkalium-Anilinölxylol nach GRAM-WEIGERT, Chromotrop 2 R resp. 6 B resp. 7 B nach M. HEIDENHAIN, Eisenhämatoxylin nach M. HEIDENHAIN, Resorcinfuchsin nach WEIGERT, Saffranin mit nachfolgender Fixation durch Sublimat nach SCHAFFER. Die Querschnitte wurden möglichst senkrecht zur Längsachse des Skeletteiles angelegt. Ueber die Richtung der Längsachse lassen sich keine bestimmten, allgemein gültigen Angaben machen. Es wurde diejenige Schnittrichtung gewählt, die möglichst exakte Längsschnitte durch den Oberarm resp. Oberschenkel und gleichzeig Querschnitte oder Längsschnitte durch den Unterarm resp. Unterschenkel zuließ. Es wurde also namentlich Wert darauf gelegt, die vorhandene Extremität möglichst in Quer- und Längsschnitten auszunützen, was nicht in allen Fällen in übereinstimmender Weise zu erreichen war, da die infolge der Fixation und Härtung nicht mehr veränderliche Lagebeziehung zwischen Oberarm, Unterarm und Hand resp. Oberschenkel, Unterschenkel und Fuß mannigfach wechselte. Desgleichen war eine bestimmte Orientierung der Längsschnitte nicht durchführbar, wenn der betreffende Extremitätenabschnitt wegen seiner beträchtlichen Größe nicht als Ganzes, sondern in eine proximale und distale Hälfte gesondert in Serienschnitte zerlegt wurde.

Beschreibung der Befunde.

A. Ichthyoidea, Perennibranchiata, Fischmolche.

I. Phanerobranchiata.

a) Proteidae.

1. Proteus anguineus.

Material: zwei Exemplare: 1) Gesamtlänge 265 mm, Schnauzenspitze—Kloake 185 mm; rechte Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm, distale Hälfte des Unterarmes und Hand, Schnittdicke 10—20 μ; linke Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Schnittdicke 15—20 μ; linke Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Schnittdicke 20 μ; 2) Gesamtlänge 114 mm, Schnauzenspitze—Kloake 77 mm; rechte Vorderextremität, Querschnittserie Schnittdicke 15 μ.

Erstes Exemplar offenbar ausgewachsenes Tier, da die Gesamtlänge nach LEUNIS (1883) 260—300 mm beträgt und nach GADOW (1901) selten nur 1 engl. Fuß = 300 mm erreicht. BOULENGER (1882) gibt die Gesamtlänge auf 283 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake auf 193 mm an.

Der ca. 11 mm lange Humerus des erwachsenen Tieres besteht aus einem knorpeligen Stab, der zum Teil von einer Knochenhülse umschlossen ist. Ein Markraum fehlt.

Der Knorpelstab hat im ganzen einen rundlichen Querschnitt[1]. Dessen Durchmesser ist am kleinsten etwa in der Mitte

1) Der Querschnitt des Humeruskopfes ist nicht rund, sondern auf einer Seite in eine Spitze ausgezogen. Diese scheint nicht erheblich in die Gelenkhöhle einzu-

der Humeruslänge resp. wenig proximal davon. Nach den beiden Enden zu wird der Durchmesser langsam größer. Er ist verhältnismäßig ansehnlich in den Epiphysen, welche die Verbindung mit dem Schultergürtel und dem Unterarm herstellen. Die Knochenhülse umschließt den mittleren Teil des Knorpelstabes, die Diaphyse. Ihre Wandung ist am dicksten in der Gegend der Mitte der Länge des Skeletteiles und nimmt nach beiden Enden zu immer mehr ab. Die freien Ränder der Knochenhülse entsprechen der Grenze zwischen den beiden Epiphysen und der Diaphyse. Der auf der rechten Seite der Textfig. 1 nahe der distalen Epiphyse in den Knochenmantel eindringende Knorpelzapfen scheint ein zufälliger Befund zu sein, wenigstens ließ er sich auf der Querschnittserie des Humerus der anderen Seite nicht nachweisen.

Die histologischen Verhältnisse des Knorpelstabes sind nicht in seiner ganzen Länge dieselben. Es bestehen regionäre Verschiedenheiten, die besonders auf Längsschnitten deutlich hervortreten. An der Oberfläche der Epiphysen, namentlich soweit dieselben an der Begrenzung der Gelenkhöhlen teilnehmen, liegen die Knorpelzellen sehr dicht zusammen und sind mehr oder weniger abgeplattet. In den tieferen, zentralen Partieen der Epiphysen sind die Knorpelzellen rundlich und durch reichlichere Mengen von Intercellularsubstanz voneinander getrennt. Eine bestimmte Anordnung der Zellen ist nicht zu erkennen. Bei Färbung mit Boraxkarmin, weniger deutlich mit Hämalaun, hebt sich um jede Knorpelzelle, resp. um eine dicht zusammenliegende Gruppe von solchen ein schmaler, stärker gefärbter Streifen ohne scharfe Abgrenzung gegenüber der schwächer gefärbten Hauptmasse von Intercellularsubstanz ab. Soweit die Oberfläche des Epiphysenknorpels nicht frei in die Gelenkhöhle sieht, wird sie von Bindegewebe (Ansatzstellen der Gelenkkapsel resp. Perichondrium) bedeckt. Eine scharfe Grenze zwischen Knorpel und Bindegewebe existiert nicht, sondern man sieht deutlich, wie die bald zarten, bald ganz derben Bindegewebsfasern direkt in die Knorpelgrundsubstanz sich

Fig. 1.

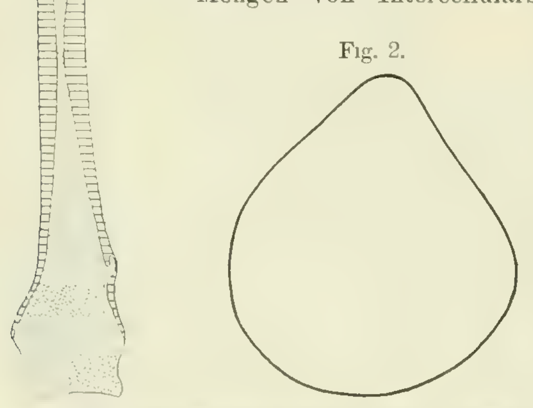


Fig. 2.

Fig. 1. Längsschnitt durch den linken Humerus von Proteus I, Schema. Der punktierte Bezirk bedeutet Knorpel, der schraffierte Periostknochen. Dasselbe gilt für alle folgenden Figuren. Das distale Ende des Humerus ist unvollständig. Vergr. 9 : 1.

Fig. 2. Konturen des Querschnittes durch die proximale Epiphyse des Humerus von Proteus I. Schema. Vergr. 25 : 1.

ragen, sondern eine außerhalb des Gelenkes befindliche Muskelleiste darzustellen, die sich über den Hals des Humerus hinaus bis an die Knochenhülse der Diaphyse ausdehnt. Vgl. Textfig. 2.

fortsetzen. Die ganz homogene, gleichmäßig hyaline Beschaffenheit des Knorpels besteht nur an den Enden der Epiphysen. Gegen die Diaphyse zu ändert sich die Anordnung der Zellen und das Verhalten der Intercellularsubstanz. Auf Längsschnitten erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung, daß in der Gegend der Grenze zwischen Epiphyse und Diaphyse die oben erwähnte stärker färbbare Umhüllung der Knorpelhöhlen und Knorpelzellgruppen allmählich verschwindet (vgl. Taf. 1, Fig. 1). Die Knorpelgrundsubstanz hat ein im ganzen helles Aussehen. Es treten aber jetzt innerhalb derselben dunkel gefärbte, an den Rändern meist nicht scharf abgegrenzte, bandförmige Streifen von wechselnder Breite auf. Diese Streifen beginnen an der Oberfläche des Knorpels ziemlich breit und erstrecken sich von da in die Tiefe, indem sie auf dem Längsschnitt in querer, in Wirklichkeit wohl in radiärer, Richtung verlaufen. Sie werden auf diesem Wege immer schmäler, verästeln sich etwas und enden mehr oder weniger zugespitzt ungefähr im Zentrum, entsprechend der Längsachse des knorpeligen Skeletteiles. In dieser Gegend überkreuzen sich die von allen Seiten herkommenden Bänder und Fasern, scheinen auch mit ihren Verzweigungen und Endausläufern untereinander in Verbindung zu stehen. Am deutlichsten sind diese Gebilde an der Grenze zwischen Epiphyse und Diaphyse in querer Richtung ausgespannt, entsprechend den äußersten Rändern des knöchernen Diaphysenrohres. Weiter gegen das Innere der Diaphyse zu nehmen die Fasern einen bogenförmigen Verlauf an, wobei die Konvexität des Bogens nach der Mitte der Diaphyse hin gerichtet ist. Hier werden diese dunkel gefärbten Faserzüge auch viel feiner und schärfer konturiert. Sie bilden ein dichtes Gewirr. Die bogenförmige Anordnung der Fasern ordnet sich bald um in eine longitudinale Richtung. Im größten Teil des von einem Knochenzylinder umschlossenen Diaphysenknorpels stellen die Fasern ein Netz mit weiten, länglichen, rautenförmigen Maschen dar, welche meist mehrere, eine Längsreihe bildende Knorpelzellen umschließen.

Weitere Aufschlüsse über das Verhalten der faserigen Gebilde geben stärkere Vergrößerungen. Diese lehren, daß offenbar die breiten Bänder nur Bündel von feinen Fäserchen sind. Wenigstens zeigen sie hier und da eine nicht sehr deutliche Längsstreifung und erscheinen vielfach am Ende pinselförmig aufgefasert in eine große Anzahl zarter Fibrillen. Aehnliche (vgl. Taf. 1, Fig. 2) Gebilde durchziehen auch einzeln die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Sehr viele stehen in gewissen Beziehungen zu den Knorpelzellen resp. Knorpelhöhlen, und zwar in dem Sinne, daß sie die einzelnen Knorpelhöhlen miteinander verbinden. Eine Fortsetzung bis zur Knorpelzelle, die sich von der Wand der Knorpelhöhle retrahiert hat, konnte ich nie beobachten. Ebensowenig ließ sich mit Sicherheit feststellen, daß die Fibrillenzüge die Knorpelhöhle durchsetzen und auf der anderen Seite wieder verlassen. Oft gehen von beiden Seiten einer Knorpelhöhle Fibrillenzüge aus, die in gleicher Richtung verlaufen und einem einheitlichen, nur durch die Knorpelhöhle unterbrochenen Strang anzugehören scheinen. Niemals aber ließ sich ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den beiderseitigen gleichgerichteten Fibrillen und Fibrillenbündeln deutlich nachweisen. Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain oder mit Hämatoxylin nach Mallory treten die faserigen Gebilde etwas deutlicher zutage als

bei Färbung mit Boraxkarmin oder Hämalaun-Eosin; es scheint sich jedoch nicht um eine spezifische Färbbarkeit zu handeln. Auf Querschnitten durch den Humeruskopf ist von den Faserungen keine Spur zu sehen. Wohl aber sind sie außerordentlich deutlich auf den mit Chromotrop 2 R nachgefärbten Querschnitten durch die distale Humerusepiphyse zu sehen. Sie laufen in verschiedenen Richtungen, teilweise vorwiegend in der langen, an anderen Stellen in der kurzen Achse des ovalen Querschnittes.

Was die Deutung der eben beschriebenen Faserungen betrifft, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß sie identisch sind mit denjenigen Gebilden, die kürzlich in einer Arbeit von Studnička (1905) eine eingehende Besprechung erfahren haben. Studnička führt in dieser Arbeit, anschließend an eine beträchtliche Reihe älterer Abhandlungen von verschiedenen Autoren, aus, daß die große Mehrzahl der bisher im Hyalinknorpel beschriebenen Faserungen Pseudostrukturen, Kunstprodukte darstellen, die im wesentlichen auf einer Schrumpfung bei der Fixation beruhen. Es scheint aber, daß diese durch Schrumpfung auftretenden, anscheinenden Faserungen immer senkrecht zur Richtung der Fibrillen der Knorpelgrundsubstanz stehen. Bewahrheitet sich dies als eine gesetzmäßige Erscheinung, so gewinnen auch die auf mangelhafter Fixation beruhenden Pseudostrukturen ein Interesse. Ein näheres Eingehen auf diese Frage ist hier nicht beabsichtigt.

Daß die Anordnung der faserartigen Pseudostrukturen keine zufällige ist, geht auch daraus hervor, daß sich ihr die Knorpelzellen in ihrer Gruppierung anpassen. Die Zellen sind unregelmäßig verteilt und durch weite Zwischenräume voneinander getrennt in dem der Faserung entbehrenden Abschnitt des Epiphysenknorpels. An der Grenze von Epiphyse und Diaphyse tritt neben der queren Verlaufsrichtung der Fasern eine nicht sehr ausgeprägte Neigung der Knorpelzellen zur Bildung von Querreihen hervor. Im Hauptteil des Diaphysenknorpels aber bilden die Knorpelzellen, wie bereits erwähnt, Längsreihen innerhalb der von den Pseudofasern umschlossenen rautenförmigen Maschenräume. Hier sind auch die Zellen nur durch geringere Mengen von Grundsubstanz eingehüllt, so daß im ganzen der Diaphysenknorpel zellreicher als der Epiphysenknorpel erscheint. Eine besonders dichte Anhäufung von Knorpelzellen in einer kleineren Gruppe sieht man auf dem Längsschnitt jederseits am Ende des Knochenrohres (vgl. Taf. 1, Fig. 1). Man gewinnt den Eindruck, daß hier eine in Wirklichkeit ringförmige Vermehrungszone von Knorpelzellen vorliegt, von welcher aus die Knorpelzellen allmählich in die Längsreihen der Diaphyse übergehen. Auch auf Querschnitten ist an der Oberfläche des Knorpels in der Grenzzone zwischen Epiphyse und Diaphyse eine entsprechende ringförmige dichtere Anhäufung von Knorpelzellen zu erkennen. Die übrigen Unterschiede in der Zellgruppierung treten auf Querschnitten nicht deutlich hervor.

Der der Humerusdiaphyse zugrunde liegende Knorpelstab nimmt, wie wir schon erwähnt haben, von den beiden Enden her gegen die Diaphysenmitte immer mehr an Durchmesser ab. Dieser beträgt an der dünnsten Stelle 0,15 mm, während er an der Epiphysen-Diaphysengrenze sich auf 1,65 mm beläuft. Offenbar liegt, soweit sich dies aus der Anzahl der Querschnitte berechnen läßt, die dünnste Stelle des Knorpelstabes etwas proximal von der Mitte des Diaphysenknorpels,

so daß letzterer aus einem kleineren proximalen und einem größeren distalen kegelförmigen Stück besteht, die beide mit ihren Spitzen an der dünnsten Stelle des Achsenknorpels ineinander übergehen. Mit der Abnahme des Durchmessers gegen die Diaphysenmitte geht Hand in Hand eine Veränderung im histologischen Charakter des Knorpels. Die mit Boraxkarmin gefärbten Längsschnitte und die mit Hämalaun und Eosin nachgefärbten Querschnitte geben darüber verschiedene, sich gegenseitig ergänzende Aufschlüsse. Die Längsschnitte zeigen, daß eine Anordnung der Knorpelzellen in Längsreihen von beiden Seiten her bis nahe zur Diaphysenmitte erhalten bleibt. Desgleichen sind bis zur selben Gegend innerhalb der homogenen Knorpelgrundsubstanz längsgerichtete Züge zu erkennen, die sich durch eine stärkere, seitlich nicht scharf abgegrenzte Rotfärbung auszeichnen. Diese Züge sind von mittlerer Breite und bilden längliche Maschen, innerhalb welcher Reihen von Knorpelzellen liegen. Auch bei stärkerer Vergrößerung ist eine Zusammensetzung der dunkleren Streifen aus feinen Fibrillen nicht zu erkennen. Isolierte dünne Fäserchen, wie sie in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze beobachtet wurden, fehlen hier ganz. Auch der Inhalt der Knorpelhöhlen ändert sich. Der Zelleib der Knorpelzellen wird nämlich immer unansehnlicher und ist schließlich ganz verschwunden, so daß nur die dunkelrot gefärbten Kerne als Inhalt der Knorpelhöhlen hervortreten. In der Gegend der Diaphysenmitte zeichnet sich ein Abschnitt des Diaphysenknorpels in einer Längenausdehnung von etwa 1,6 mm durch seine mangelhafte Färbbarkeit mit Boraxkarmin aus und erscheint infolgedessen hell. Die Grenze gegen den unveränderten Knorpel ist keine scharfe. Die Färbbarkeit nimmt allmählich ab, und man bemerkt, daß innerhalb der hellen Zone die zu länglichen Maschen verbundenen Faserungen verschwinden. Die Knorpelhöhlen liegen ohne bestimmte Anordnung in großer Zahl dicht nebeneinander. Die Menge der Grundsubstanz ist beträchtlich vermindert, der Raum der Knorpelhöhlen sehr vergrößert. Sein Inhalt aber besteht aus unansehnlichen, fast ungefärbten Zellresten und aus ebenfalls gar nicht oder nur leicht gefärbten kleineren und größeren Körnchen in beträchtlicher Menge. Der Knorpel macht hier einen durchaus vesikulösen Eindruck. Offenbar ist dieser ganze mittlere Diaphysenabschnitt des Knorpelstabes verkalkt. Die mit Hämalaun gefärbten Querschnitte durch den Diaphysenknorpel lassen, wie in den Epiphysen, jegliche Andeutung der auf Längsschnitten beobachteten Fasern vermissen. Sie zeigen aber andere Eigentümlichkeiten, die nach Boraxkarminfärbung nicht zu erkennen waren. Entsprechend den äußersten Enden des Knochenrohres erscheint der Knorpel vollkommen hyalin; im übrigen aber weist die Oberfläche des Knorpels Veränderungen auf, soweit sie mit dem Knochen in Berührung steht. Diese Veränderungen geben sich kund durch eine unregelmäßige dunkelblaue Färbung der Knorpelgrundsubstanz, namentlich in nächster Umgebung der Knorpelhöhlen. Offenbar handelt es sich um eine Verkalkung an der Oberfläche des Diaphysenknorpels, welche, abgesehen von einem kurzen Abschnitt in der Diaphysenmitte, stets nur eine ganz schmale Zone ergreift. In der Diaphysenmitte dehnt sich die Verkalkung über den ganzen Querschnitt aus und erscheint viel stärker ausgeprägt. Im Verfolgen der Querschnittserie gegen die Diaphysenmitte zu sieht man, daß der zentrale Knorpelkern immer mehr an Umfang abnimmt, der ihn um-

schließende Knochenring dagegen dicker wird. Anfangs ist an der Oberfläche des Knorpels nur ein ganz schmaler dunkelblauer Ring zu erkennen, während im Zentrum die Knorpelgrundsubstanz hell erscheint. Diese nimmt gegen die Diaphysenmitte immer mehr ab, die großen Knorpelhöhlen, deren Inhalt sich ganz schwach oder gar nicht färbt, rücken immer dichter aneinander, und der Knorpel gewinnt ein blasiges Aussehen. Gleichzeitig erscheinen in den schmalen Zügen von Knorpelgrundsubstanz ziemlich grobe dunkelblaue Körner, die gegen die Diaphysenmitte immer zahlreicher werden und offenbar auch die Knorpelhöhlen erfüllen, so daß sie schließlich ganz das Bild beherrschen und nur einzelne Kerne von Knorpelzellen noch wahrnehmbar sind (vgl. Taf. 1, Fig. 3).

Wir wenden uns nunmehr zum Studium des Knochenrohres der Diaphyse und betrachten dessen Aufbau zuerst an einem Querschnitt ungefähr aus der Mitte der Diaphyse (vgl. Taf. 1, Fig. 3). Hier besitzt, wie bereits erwähnt, der rundliche Querschnitt des Knorpelkernes einen Durchmesser von 150 μ, während die Dicke der Knochenschicht in den verschiedenen Radien zwischen 230 und 250 μ schwankt. Der Knochen ist völlig kompakt, von Haversschen Kanälchen und blutgefäßführenden Räumen ist nichts zu sehen. Bei schwacher Vergrößerung des mit Hämalaun gefärbten und in Damarlack eingelegten Schnittes läßt sich nicht deutlich eine konzentrische Schichtung der gesamten Knochenmasse um den Knorpelkern wahrnehmen. Diese konzentrische Schichtung wird hervorgerufen durch dunklere, nicht sehr scharfe Linien, die etwas unregelmäßig und zackig erscheinen und heller gefärbte Zonen von Knochensubstanz in wechselnder Breite zwischen sich fassen. Unmittelbar an die Oberfläche des verkalkten Knorpels schließt sich ein schmaler Ring einer hellen, scheinbar homogenen, zellenlosen Masse, der nach außen durch eine unregelmäßige, dunklere Linie abgegrenzt wird gegen eine ziemlich breite, ringförmige Zone heller gefärbter Knochensubstanz, in welcher eine weitere Zerlegung in Schichten nur durch ganz feine dunkle Grenzlinien hier und da angedeutet ist. In den oberflächlichen Partieen der Knochenkapsel ist die Schichtung eine viel ausgeprägtere, die Grenzlinien dunkler, die hellen Zwischenräume schmaler. Vielfach scheint es, als ob die konzentrischen Knochenlamellen in radiärer Richtung von feinen Fäserchen durchsetzt werden, die an der äußeren Peripherie eintreten, teilweise die dunkeln Grenzlinien untereinander verbinden und gegen die zentralen Partieen der Knochenschale allmählich unsichtbar werden. Die Knochenhöhlen sind groß. Irgendwelche Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung und Verteilung läßt sich nicht feststellen.

Der feinere Bau der Knochensubstanz ist besonders deutlich an den in Wasser eingeschlossenen Schnitten zu erkennen, läßt sich aber auch ganz gut an den gefärbten und aufgehellten, in Damar-Firniß eingelegten Präparaten studieren. Wir gehen aus von der verkalkten Oberfläche des Knorpels und finden dieser, wie gesagt, unmittelbar anliegend eine im ganzen hell und homogen aussehende, schmale, ringförmige Zone von Knochensubstanz, die durch einen ziemlich scharfen dunklen Strich nach außen abgegrenzt erscheint. Diese Grenzlinie verläuft nicht gleichmäßig konzentrisch immer in demselben Abstand von der Oberfläche des Knorpels, sondern recht unregelmäßig wellig oder auch zackig. In der Mitte der Diaphyse

besitzt diese innerste Schicht des Knochenzylinders eine Dicke von 8—10 μ. Sie zeigt keinerlei Beziehungen zu zelligen Elementen und enthält keine Hohlräume. Hier und da ist eine feine, zirkulär angeordnete fibrilläre Streifung zu erkennen. Verhältnismäßig recht deutlich ist diese an den mit Hämatoxylin nach DELAFIELD gefärbten Schnitten. Hier und da sieht man auch Querschnitte durch gröbere längsverlaufende Fasern, namentlich an den Enden des Knochenzylinders gegen die Epiphysen zu. An vielen Stellen der Querschnittserie zeigt sich eine gewisse Selbständigkeit dieser innersten Knochenschicht auch dadurch, daß zwischen ihr und den äußeren Knochenmassen meist schmale, künstliche Spalträume auftreten, die sich durch mehrere aufeinander folgende Schnitte hindurch verfolgen lassen. Auf den mit Boraxkarmin gefärbten Längsschnitten durch den Humerus ist die innerste Schicht der Knochenhülse nicht deutlich abgrenzbar und ihre Zusammensetzung aus offenbar sehr feinen Fibrillen nicht näher zu ergründen. Besonders bemerkenswert ist, daß auf der Querschnittserie die innerste Knochenschicht von der Diaphysenmitte aus bis zum Ende des Knochenzylinders an der Epiphyse sich verfolgen läßt. Die fortwährende Abnahme in der Dicke des Knochenmantels geschieht ausschließlich auf Kosten der peripheren Knochenschichten, und erst nach deren vollständigem Verschwinden nimmt auch die innerste Knochenschicht ein Ende. Sie erhält sich dauernd dieselbe Dicke wie in der Gegend der Diaphysenmitte, denn eine auf 1—2 μ sich belaufende Dickenzunahme gegen die Epiphysen zu ist wohl nur eine scheinbare, durch Schrägschnitte bedingte.

Betrachten wir nunmehr die Hauptmasse der Knochensubstanz, am besten auf einem Querschnitt der Diaphysenmitte, so fallen uns vor allem zahlreiche Querschnitte stark lichtbrechender, heller Fasern auf. Sie sind verhältnismäßig spärlich und auch ziemlich fein in den zentralen Partieen des Knochenmantels; nach außen werden sie immer zahlreicher und gröber und liegen viel dichter aneinander. Am äußeren Rand der Knochenschale können sie einen beträchtlichen Umfang erreichen (vgl. Taf. 2, Fig. 4). Ich fand hier solche mit einem Durchmesser bis zu 20 μ. Die Querschnitte der gröberen Fasern erscheinen nicht homogen, sondern undeutlich fein punktiert, woraus zu schließen ist, daß sie Bündel feinerer Fibrillen darstellen. Die Form des Querschnittes ist im allgemeinen eine rundliche. Ganz feine helle Spalträume trennen diese Fibrillen resp. Fibrillenbündel von der übrigen Knochengrundsubstanz, in welche sie eingelagert sind. Neben den mehr oder weniger exakten Querschnitten treten auch Längsschnitte von meist feineren Fibrillenzügen hervor, die an einzelnen Punkten des Querschnittes in größerer Zahl beisammenliegen und den Eindruck erwecken, daß hier zahlreiche Fasern von der äußeren Oberfläche her in radiärer Richtung in die Knochensubstanz eingedrungen sind. Unter den angewandten Farbstoffen zeigt nur Gentianaviolett eine besondere Affinität für die Faserungen des Knochens, die durch Färbung nach der GRAM-WEIGERTschen Fibrinmethode eine intensive dunkelblaue Farbe annehmen. Natürlich sind die Resultate variabel infolge der größeren oder geringeren Differenzierung mit Anilinöl. Die Anwendung der GRAM-WEIGERTschen Färbung ermöglicht aber nicht nur ein leichteres Erkennen der zahlreichen quer- und längsgetroffenen, verhältnismäßig groben Fasern, sondern

sie erlaubt uns auch einen Einblick in die Struktur der Grundsubstanz, in welche die groben Längsbündel und Radiärfasern eingelagert sind. Während diese Grundsubstanz meist ganz homogen erscheint, abgesehen von den bereits oben erwähnten, nicht scharf abgegrenzten, konzentrischen dunklen Ringen, erhält man nach der GRAM-WEIGERTschen Färbung und mittlerer Differenzierung den Eindruck, daß die gesamte Grundsubstanz des Knochens aus feineren und gröberen Fibrillen sich aufbaut, die nach den verschiedensten Richtungen verlaufen. Den konzentrischen Grenzlinien zwischen den einzelnen Knochenschichten entsprechen offenbar breitere Züge von vorwiegend zirkulär verlaufenden feinen Fibrillen. Von diesen in radiärer Richtung ausgehende Fasern bilden ein Netzwerk, in dessen Maschenräumen die zum Teil sehr groben Längsfasern enthalten sind. Außerdem finden sich aber jedenfalls auch noch schräg und ganz unregelmäßig verlaufende Fibrillen. Letztere sind besonders auf dem Längsschnitt deutlich zu erkennen, daneben auch noch in ziemlicher Deutlichkeit die longitudinal verlaufenden Fasern, während die radiären und die hier quergetroffenen feinen zirkulären Fibrillenzüge nicht scharf hervortreten.

Die Knochenzellen resp. Knochenhöhlen erscheinen auf dem Querschnitt rundlich oder auch oval, wobei der lange Durchmesser des Ovals annähernd der Knochenoberfläche parallel verläuft. Auf dem Längsschnitt stellen sie sich als sehr lange, aber schmale Gebilde dar. Dementsprechend sind die Querschnitte der Zellkerne klein, rundlich oder unregelmäßig, die Längsschnitte aber sehr ansehnlich, langgestreckt in der Längsachse des Skeletteiles. Die Knochenhöhlen sind etwa 60 μ lang, 20 μ breit und 5—8 μ dick. Eine regelmäßige Gruppierung derselben läßt sich weder auf dem Quer-, noch auf dem Längsschnitt erkennen. Stellenweise liegen mehrere Knochenzellen verhältnismäßig nahe beieinander, und an anderen Punkten fehlen sie in größeren Bezirken ganz. Ziemlich weite Kanälchen gehen in größerer Zahl offenbar von dem Außenrand der abgeplatteten Knochenhöhlen, nur vereinzelt von der Außen- und Innenfläche aus und verbreiten sich namentlich in tangentialer Richtung parallel zur Knochenoberfläche, außerdem in der Längsrichtung, seltener in radiärer Anordnung. Bruchstücke von Knochenkanälchen sieht man auf den Querschnitten öfters auf größere Strecken getroffen.

Endlich hätten wir die Oberfläche des Knochens, das Verhalten des Periostes und die gegenseitigen Beziehungen zwischen beiden zu betrachten. Auf dem Querschnitt erscheint die Oberfläche des Knochens als eine ganz unregelmäßige, förmlich gezackte Linie mit Vertiefungen und Vorsprüngen von wechselndem Umfang (vgl. Taf. 2, Fig. 4). Diesen entspricht offenbar in Wirklichkeit ein Relief von niedrigen Leisten und dazwischenliegenden Rillen, kombiniert mit Vertiefungen, die trichterförmig in den Knochen eindringen in radiärer oder schräger Richtung. Die rillenartigen Vertiefungen werden ausgefüllt durch Fibrillenbündel, die durchaus den quergeschnittenen Längsfasern des Knochens gleichen und bald zarter, bald gröber sind. Andererseits stimmen sie überein mit den sehr dicht gelagerten, derben Bindegewebszügen des Periostes, die ebenfalls vorwiegend in der Längsrichtung verlaufen. Nur der Farbenton ist ein etwas anderer. Die Beinhaut bildet eine etwa 50 μ dicke, sehr

kompakt erscheinende Bindegewebslage, in der man neben den sehr derben longitudinalen auch noch feinere radiär, konzentrisch und schräg verlaufende Fibrillen wahrnehmen kann, die untereinander ein dichtes Geflecht bilden. Die radiären und schrägen Fasern dringen durch die oben erwähnten trichterförmigen Vertiefungen in die Knochensubstanz ein und lassen sich in dieser oft weit bis ins Innere verfolgen. Von Bindegewebszellen sieht man weiter nichts als ovale, ziemlich langgestreckte, dunkle Kerne. Sie liegen in schmalen Spalträumen zwischen den Fibrillenbündeln und unterscheiden sich nicht scharf von den Kernen der Knochenzellen. Möglicherweise kommen unter den letzteren größere und hellere, mehr bläschenförmige Formen häufiger vor. Mit einem deutlichen protoplasmatischen Zelleib versehene, in epithelartiger Anordnung der Oberfläche des Knochens dicht anliegende Osteoblasten habe ich überall vergebens gesucht. Knochen und Periost unterscheiden sich voneinander durch die größere Dichte der Knochensubstanz, durch etwas verschiedene Färbbarkeit der Grundsubstanz und ihres Fibrillengeflechtes und die eigenartige Gestalt der deutlich begrenzten Knochenhöhlen. Die Art und Anordnung der Fibrillenbündel scheinen in Knochen und Periost durchaus übereinzustimmen, und man erhält im ganzen den Eindruck, als ob das Periost unter Einlagerung von Kalksalzen und einigen chemischen Veränderungen direkt in Knochen sich umwandelte und durch fortschreitende Assimilation von Periostbestandteilen der Knochen in der Peripherie sich vergrößerte. Typische Osteoblasten scheinen dabei keine Rolle zu spielen und die als Osteoblasten funktionierenden Bindegewebszellen des Periostes direkt zu Knochenzellen zu werden.

Auf den Längsschnitten durch den Humerus beanspruchen die Enden der Knochenhülse und ihr Verhalten zu Periost, Perichondrium und knorpeligem Ende des Skeletteiles besonderes Interesse mit Rücksicht auf die von Ranvier (1873, 1888) unter dem Namen der Ossifikationsgrube beschriebene Bildung. An meinen Präparaten sind keine Beobachtungen zu machen, welche sich im Sinne Ranviers deuten lassen. Daß die Fasern des Perichondriums direkt in die Knorpelgrundsubstanz übergehen, wurde bereits oben erwähnt. Die Zellen des Perichondriums, die nur an ihren Kernen kenntlich sind, scheinen durchaus Bindegewebszellen und nicht umgewandelte Knorpelzellen zu sein. Zwischen Perichondrium und Periost besteht ein kontinuierlicher Uebergang, und an der Innenfläche des Periostes liegt, innig mit ihm verbunden, die Knochenlamelle. Es lassen sich keinerlei Anzeichen dafür finden, daß aus dem Knorpel in Perichondrium und Periost übergegangene Knorpelzellen die Bildung der Knochensubstanz veranlassen und später selbst zu Knochenzellen werden.

Die Querschnittserie durch die Unterarmknochen läßt erkennen, daß hier im wesentlichen dieselben Verhältnisse vorliegen wie beim Humerus. Auch diesen Skelettstücken liegt ein kontinuierlicher hyaliner Knorpelstab zugrunde. Die Enden der distalen knorpeligen Epiphysen erscheinen auf den Querschnitten ganz gleichmäßig gebaut. In den mittleren Abschnitten der Epiphysen, also gegen die Diaphyse zu, tritt eine oberflächliche Knorpelzone durch dunklere Färbung der Grundsubstanz hervor. Sie erscheint als ein ziemlich breiter Ring, der sich nach innen hin, gegen den zentralen Teil des Querschnittes, auflöst in wenige breite bandförmige, oder feine und zarte Faserzüge, die ebenfalls dunkler gefärbt sind und parallel der

Oberfläche des Knorpels verlaufen. Sie gleichen den schon auf den Längsschnitten durch die Humerusepiphysen beschriebenen faserartigen Bildungen. An der Grenze zwischen Epiphyse und Diaphyse, entsprechend dem Rand der Knochenhülse, zeigt der Knorpel eine oberflächliche Zone, die sich durch ihren Reichtum an dicht gelagerten kleinen Knorpelzellen auszeichnet. Im Bereich der Diaphyse tritt eine geringe Verkalkung an der Oberfläche des Knorpels auf, die gegen die Diaphysenmitte immer mehr zunimmt und sich schließlich über den ganzen Querschnitt des Knorpelkernes ausdehnt. Die Knochenkapsel besteht wie am Humerus aus einer ziemlich selbständigen schmalen inneren Schicht mit feinen, zirkulär verlaufenden Fasern und einem sehr viel breiteren Außenmantel, in welchem zahlreiche grobe und daneben auch feinere Fasern vorwiegend in den drei Richtungen des Raumes sich durchflechten. Auch die Beziehungen zum Periost und dessen Gestaltung bieten hier von dem oben Geschilderten nichts Abweichendes. Zwischen den distalen Enden der beiden Unterarmskelettstücke besteht eine ausgedehnte Verbindung durch ein als Faserknorpel zu charakterisierendes Gewebe, in welchem nur ein kleiner unregelmäßiger Gelenkspalt sich vorfindet. Ebensolcher Faserknorpel verbindet die Epiphysen der Unterarmknochen mit den Carpalelementen, diese untereinander wie mit den Metacarpalien und besteht ebenso in den Metacarpophalangeal- und Interphalangealverbindungen.

Die C a r p a l e l e m e n t e selbst sind aus gleichmäßigem hyalinen Knorpel aufgebaut, in welchem weder Faserungen noch Kalkeinlagerungen sichtbar sind. Die M e t a c a r p a l i a und P h a l a n g e n erscheinen in den Grundzügen ihres Baues, sowohl was den zentralen Knorpelstab wie die Knochenhülse betrifft, durchaus als verkleinerte Nachbildungen des Humerus. Die Dicke des Knochenmantels ist recht beträchtlich im Vergleich zu dem geringen Durchmesser des axialen Knorpels. Sehr auffällig ist an den Phalangen das Einstrahlen radiärer Faserzüge in den Knochen, welche als die Fortsetzungen der Ligg. annularia der Sehnenscheiden sich darstellen.

An der hinteren Extremität desselben Tieres liegen anscheinend die gleichen Verhältnisse vor wie an der vorderen. Auch das F e m u r, das etwa dieselbe Länge hat wie der Humerus, besteht in seiner ganzen Länge aus einem Knorpelstab, welcher im Bereich der Diaphyse von einem periostalen Knochenmantel umhüllt ist. Ein Markraum fehlt. Etwa in der Mitte der Diaphyse hat der axiale Knorpelstab einen Durchmesser von ca. 150 μ, der in der Gegend der Epiphysen-Diaphysengrenze bis auf 1,75 mm steigt. Genau läßt sich die Lage der dünnsten Stelle des Knorpelstabes in ihrer Beziehung zur Mitte der Diaphyse nicht feststellen. Nach außen vom Knorpel folgt eine dünne, ziemlich deutlich abgegrenzte Knochenschicht ohne Zellen, mit anscheinend sehr feinen, zirkulär verlaufenden Fibrillen. Sie ist ungefähr 6 μ dick und bildet den innersten Abschnitt der Knochenhülse, deren Dicke in dieser Gegend 250—300 μ beträgt. Ihr Aufbau gleicht durchaus den beim Humerus geschilderten Befunden. Eine konzentrische Schichtung der Grundsubstanz ist nur angedeutet, offenbar durch zirkulär verlaufende Fasern. Sehr deutlich sind an manchen Stellen recht umfangreiche Querschnitte durch derbe longitudinale Fasern und hier und da auch radiäre Faserzüge, die an der Oberfläche des Knochens gegen die Achse des Skeletteiles

vordringen. Der Zusammenhang zwischen Knochen und Periost ist ein ebenso inniger, die Grenze zwischen beiden eine ebenso unregelmäßige wie beim Humerus. Das Periost ist fest und gleichmäßig dicht, im ganzen zellarm. Gelegentlich scheinen an der Oberfläche des Knochens zahlreichere Kerne zu liegen als innerhalb der Beinhaut, doch fanden sich nirgends ausgeprägte Osteoblastenreihen. Die Dicke des Periostes beträgt ca. 40—50 μ. Längsschnitte durch das proximale Ende des Femur zeigen ganz ähnlich wie im Humerus innerhalb des Knorpels sehr zahlreiche, deutliche Faserungen bald in Form breiter Bänder, bald als Bündel feiner Fibrillen. Sie verlaufen im ganzen in querer Richtung und gehen am Eingang des Knochenrohres der Diaphyse in die Längsrichtung über. Auch Form und Anordnung der Knorpelzellen stimmt mit den Befunden am Humerus überein. Sehr deutlich ist eine dichtere Anhäufung von kleinen Knorpelzellen am Rande des Knochenrohres, entsprechend der Grenze zwischen Epiphyse und Diaphyse, offenbar eine Zone der Proliferation von Knorpelzellen. Aehnlich sind die Bilder, welche Längsschnitte durch das distale Femurende zeigen, nur fehlten hier die Knorpelfaserungen. Eine Ossifikationsgrube im Sinne Ranviers habe ich nirgends wahrnehmen können. Die Knochenschicht erscheint als ein Produkt des Periostes, zwischen dieses und den Knorpel eingeschaltet. Zwischen Knorpel und Knochenlamelle bestehen keine näheren Beziehungen, wohl aber zwischen Knochen und Periost, wie auch schon die Querschnitte zeigen. Auf den Längsschnitten sieht man, namentlich nach Färbung mit Gentianaviolett-Anilinwasser nach Gram-Weigert, außerordentlich deutlich, wie zahlreiche grobe und feinere Fasern aus dem Periost sich loslösen und in den Knochen eintreten. Sie verlaufen in diesem fast parallel der Längsachse gegen die Diaphysenmitte zu und nähern sich allmählich der Oberfläche der Knorpelachse. Vielfach sind diese Fasern korkzieherförmig gewunden und erinnern dadurch an elastische Elemente. Es gelang aber nicht, dieselben mit Resorcin-Fuchsin nach Weigert zu färben. In diesen Fasern, die in ganz steilem Verlauf, vom Periost ausgehend, die Knochenlamelle durchsetzen und vom proximalen wie vom distalen Diaphysenende aus der Mitte der Diaphyse zustreben, liegen offenbar die bogenförmigen Fasern Ranviers vor. Die Beziehungen des Periostes zum Epiphysenknorpel bestehen darin, daß die Bindegewebsfasern der Beinhaut kontinuierlich mit der Knorpelgrundsubstanz zusammenhängen. Anzeichen für die Herkunft der periostalen Bindegewebszellen aus Knorpelelementen habe ich nicht beobachtet und kann deshalb auch die Annahme Ranviers von einem direkten genetischen Zusammenhang zwischen Knochen- und Knorpelzellen hier nicht bestätigen. Die innerste, wohl vorwiegend aus feinsten, zirkulär verlaufenden Fibrillen bestehende Knochenschicht ist auch auf den Längsschnitten verschiedentlich sehr deutlich wahrzunehmen.

Um näheren Aufschluß über das Knochenwachstum zu bekommen, untersuchte ich ferner die Vorderextremität eines jugendlichen Tieres. Die Verhältnisse sind im ganzen dieselben wie beim erwachsenen Exemplar. Die Achse und Grundlage des 6 mm langen Humerus bildet ein Knorpelstab, dessen kleinster Durchmesser 150 μ beträgt. Die dünnste Stelle liegt auch hier etwas proximal von der Mitte der Diaphysenlänge, wie wir dies schon am Humerus des älteren Tieres

konstatierten. Nach beiden Enden zu schwillt der Knorpelstab allmählich an und besitzt in der Gegend des proximalen Endes des Knochenrohres, entsprechend der Diaphysen-Epiphysengrenze einen Durchmesser von ca. 500—600 μ. Der Knorpel hat in den Epiphysen im ganzen hyaline Beschaffenheit und ist reich an rundlichen Höhlen mit Knorpelzellen. Auf Querschnitten wie auch auf Längsschnitten tritt im Zentrum der Epiphyse ein kleiner Bezirk hervor, innerhalb welches offenbar die Knorpelgrundsubstanz eine Veränderung erfahren hat. Möglicherweise handelt es sich um Verkalkung, die sich an den gehärteten und entkalkten Präparaten, namentlich nach Einwirkung von Hämatoxylin nach Delafield, als eine starke dunkelblaue Färbung der Knorpelgrundsubstanz kundgibt. Mit Hämalaun nach P. Mayer ist die Färbung nur ganz gering. Die veränderte Partie besitzt im Innern der Epiphyse etwa kugelige Form, zieht sich gegen die Diaphyse zu in einen verdünnten Stiel aus und verbreitert sich dann rasch wieder, so daß sie im Bereich des knöchernen Diaphysenrohres den ganzen Querschnitt des Knorpels einnimmt. Feine Faserungen der Knorpelgrundsubstanz erkennt man nur auf Längsschnitten, nicht auf Querschnitten. Sie verlaufen in querer Richtung in der Gegend der Epiphysen-Diaphysengrenze und unterscheiden sich von den entsprechenden Bildungen des erwachsenen Humerus nur durch ihre viel geringere Ausbildung. Auch in der Anordnung der Knorpelzellen in queren oder Längsreihen, in deren dichterer Anhäufung an der Oberfläche des Gelenkknorpels sowie an der Grenze von Epiphyse und Diaphyse besteht völlige Uebereinstimmung zwischen den Skeletteilen des jugendlichen und des erwachsenen Tieres. Gegen die Diaphysenmitte zu nimmt die Knorpelgrundsubstanz stark ab, die Knorpelhöhlen liegen dicht aneinander, und der Knorpel erscheint infolgedessen sehr großblasig.

Die periostale Knochenkapsel erreicht an der Mitte der Diaphyse eine Dicke bis zu 80 μ. Ihr Bau stimmt völlig mit den Befunden beim erwachsenen Tier überein. Wir erkennen eine innerste Schicht mit vorwiegend zirkulär verlaufenden feinen Fasern nicht an allen Stellen mit gleicher Deutlichkeit, weil nicht immer wohl reine Querschnitte vorliegen und die Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield hierfür nicht günstig ist. Die Dicke dieser Schicht beträgt wie beim erwachsenen Tiere ca. 8 μ. Sie dehnt sich offenbar am weitesten in proximaler und distaler Richtung gegen die Epiphysen zu aus. Die nach außen davon gelegene Knochenrinde besitzt den früher geschilderten faserigen Bau und zeigt nur ganz undeutlich eine lamelläre Schichtung. Auf den Querschnitten sind besonders in den äußeren Partieen sehr ansehnliche Querschnitte durch derbe Fasern zu sehen. Eine Regelmäßigkeit in der Anordnung der Knochenzellen ist nicht zu erkennen.

Das Periost schließt sich innig an die Oberfläche des Knochens an, und eine scharfe Grenze zwischen beiden existiert nicht. Die Dicke der Beinhaut beträgt etwa 20 μ. Ihre Fasern durchflechten sich in den verschiedensten Richtungen und bilden eine dichte Masse, die aber doch zarter erscheint als beim erwachsenen Tiere, weil die Fasern dünner sind. Eine Sonderung des Periosts in mehrere Schichten besteht nicht. Zwischen den Bindegewebsfasern liegen einzelne Zellen, von denen man nur die ovalen, länglichen, dunklen Kerne sieht. Reihen typischer Osteoblasten sind nicht zu erkennen,

obgleich anscheinend eine lebhafte Knochenbildung im Gange ist. Die Fasern des Periostes scheinen direkt in die Grundsubstanz des Knochens eingelagert zu werden, die Bindegewebszellen des Periostes in Knochenzellen sich umzuwandeln. Nach Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD fällt an der Oberfläche des Knochens oder direkt darunter ein dunkelblau gefärbter Streifen auf. Vielleicht besitzt die in Bildung begriffene oder eben gebildete Knochensubstanz die Neigung, sich besonders stark mit diesem Farbstoff zu färben.

Ein deutlicher Gelenkspalt findet sich im Ellbogengelenk zwischen Humerus und Unterarm. Schnitte durch diesen, sowie durch Carpus, Metacarpus und Phalangen lehren nicht viel des Bemerkenswerten. Im ganzen zeigen sie denselben Aufbau wie der eben beschriebene Humerus; nur ist die Knochenbildung an den Phalangen stellenweise noch sehr gering, das Periost ganz zart, zellarm und von Osteoblasten keine Spur zu sehen. Im übrigen finden wir nach Anordnung und Verbindungen dieselben Verhältnisse wie beim erwachsenen Tiere. Die durchaus knorpeligen Carpalelemente lassen bei Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD eine oberflächliche, hellblau gefärbte, und eine zentrale, dunkel gefärbte Partie unterscheiden. Also auch hier liegt bereits eine Veränderung der Grundsubstanz vor, die sich aber nicht mit Sicherheit als Verkalkung erkennen läßt.

2. Necturus maculatus, Menobranchus lateralis.

Material: zwei Exemplare: 1) Gesamtlänge 285 mm, Schnauzenspitze—Kloake 195 mm, rechte Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm, Längsschnittserie durch Vorderarm und Hand, Schnittdicke 15—25 μ; 2) Gesamtlänge 375 mm, Schnauzenspitze—Kloake 260 mm, linke Hinterextremität, Fix. ZENKERsche Flüssigkeit, proximales Ende des Oberschenkels Längsschnittserie, mittlerer Teil des Oberschenkels Querschnittserie, distales Ende des Oberschenkels, desgl. Unterschenkel und Fuß Längsschnittserie, Schnittdicke 20—25 μ; linke Vorderextremität, Fix. ZENKERsche Flüssigkeit, einzelne dünne Längsschnitte durch Oberarm, Unterarm und Hand.

Beide Exemplare sind offenbar erwachsene Tiere, da die Gesamtlänge nach GADOW (1901) bis zu 1 engl. Fuß = 300 mm beträgt, während BREHM (1892) dieselbe auf 320—360 mm angibt. BOULENGER (1882) berechnet die Gesamtlänge auf 323 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake auf 213 mm.

Der Aufbau des etwa 16 mm langen Humerus im Exemplar I ist ein überaus einfacher. Er besteht aus einem kontinuierlichen Knorpelstab, der im größten Teil seiner Länge, abgesehen von den beiden angeschwollenen Gelenkenden, von einer Knochenschale umhüllt ist. Der Knorpelstab besitzt, wie eine Berechnung aus der Zahl und Dicke der Querschnitte ergibt, seine dünnste Stelle etwas proximal von der Mitte des Diaphysenknorpels. Sein Durchmesser beträgt hier 110—120 μ. Gegen die beiden Enden nimmt der Durchmesser immer mehr zu und erreicht an der Grenze des Knochenmantels eine Länge von 2—3,75 mm. Die proximale Epiphyse zeigt auf dem Querschnitt eine birnförmige Gestalt, wie oben von Proteus geschildert und abgebildet wurde (Textfig. 2). Sie besteht durchweg aus hyalinem Knorpel, dessen oberflächliche Partieen besonders zahlreiche, entsprechend der Gelenk-

fläche abgeplattete Zellen enthalten. Hier an der Oberfläche ist auch die Knorpelgrundsubstanz in einem schmalen, nach innen nicht scharf abgegrenzten Streifen dunkler gefärbt als in den zentralen Partieen des Humeruskopfes. Jenseits der Gelenkhöhle setzen sich die zum Teil derben Bindegewebsfasern des dichtgefügten, an ovalen Kernen reichen Perichondrium kontinuierlich in die Grundsubstanz des Knorpels fort und sind hier nicht mehr sichtbar. Faserige Strukturen innerhalb der Knorpelgrundsubstanz, wie wir sie bei Proteus und Siren beobachten, fehlen hier durchaus; ebenso in der distalen Epiphyse, die vollkommen denselben Aufbau wie die proximale zeigt. Auch die knorpelige Achse der von der Knochenschale umhüllten Diaphyse besteht aus Hyalinknorpel. Dieser ist aber in ziemlich beträchtlicher Länge entsprechend der Diaphysenmitte verändert, offenbar verkalkt. Die Grundsubstanz ist hier gering zwischen den großen weiten Knorpelhöhlen. Den Inhalt der letzteren bilden zugrunde gehende Kerne und grobe Körner, die entweder als helle Schatten oder, nach Hämalaunfärbung, als dunkelblaue Körper sich darstellen. Proximal- und distalwärts setzt sich unter allmählichem Uebergang der zentrale verkalkte Knorpel in den unverkalkten der Epiphysen fort. Die Verkalkung beschränkt sich mehr und mehr auf die an den Knochen grenzende Knorpeloberfläche; sie wird immer dünner und unbedeutender und verschwindet schließlich nahe der Epiphysen-Diaphysengrenze völlig.

Wenden wir uns nunmehr zum Studium der Knochensubstanz, so finden wir auch hier, wie bezüglich des ganzen Aufbaues und des Knorpels, weitgehende Uebereinstimmung mit den Befunden bei Proteus. Der Knochenmantel ist in der Mitte der Diaphyse am stärksten ausgebildet. Er hat hier eine mittlere Dicke von 450 μ. Da er auf dem Querschnitt nicht nach allen Richtungen hin gleichmäßig entfaltet ist, so kann der Dickendurchmesser das angegebene Maß an einzelnen Stellen auch nach oben und unten überschreiten. Direkt auf der verkalkten Oberfläche des Diaphysenknorpels liegt eine innerste Knochenschicht, die sich durch ihre Färbung und Lichtbrechung von der Hauptknochenmasse unterscheidet. Sie ist nicht überall deutlich, leicht zu erkennen namentlich nach Färbung mit Hämalaun-Eosin. Nach außen ist sie nicht ganz gleichmäßig abgegrenzt, sondern die Trennungslinie verläuft oft wellig. Die Dicke dieser Schicht beträgt ca. 15—20 μ. Sie ist anscheinend zellenlos und besteht zum größten Teil aus ganz feinen, untereinander parallelen Zirkulärfasern. Die Ausdehnung der innersten Knochenschicht in proximaler und distaler Richtung läßt sich nicht genau ermitteln. Jedenfalls ist sie eine sehr beträchtliche. Die nach außen von dieser Schicht gelegene Hauptmasse des Knochens erscheint als ein ziemlich einheitliches Gewirr von derben Fasern, die in verschiedenen Richtungen verlaufen. Besonders deutlich sind radiär von der Peripherie nach dem Zentrum einstrahlende und längsverlaufende Fasern im Längs- resp. Querschnitt. Eine konzentrische Schichtung der ganzen Knochenkapsel wird namentlich nach Färbung mit Hämalaun deutlich durch nicht scharf abgegrenzte dunkelblaue Streifen, die auf dem Querschnitt der Oberfläche annähernd parallel verlaufen. Nahe der Knochenoberfläche und ebenso in den zentralen Partieen des Knochens sind ihre Abstände ziemlich gering, in den mittleren Knochenschichten werden sie immer beträchtlicher. Von den kon-

zentrischen Ringen werden nach innen und außen feine Radiärfäserchen abgegeben, die stellenweise untereinander ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die groben Längsfasern liegen. Innerhalb der Knochengrundsubstanz liegen zahlreiche große Knochenhöhlen ganz unregelmäßig zerstreut. Eine bestimmte Anordnung derselben ist nicht zu erkennen. Die Form der Knochenhöhlen ist eine äußerst unregelmäßige. Nur hier und da erscheinen sie entsprechend der Oberfläche des Knorpels resp. des Knochens abgeplattet. Nicht ganz selten entspricht auch die Längsachse einer Knochenhöhle dem Radius



Fig. 3. Verschiedene Formen von Knochenzellen aus dem Periostknochen von Menobranchus zusammengestellt. Vergr. 433 : 1.

des Knochenquerschnittes. Ganz außerordentlich reich ist die Verästelung der Zellen. Sie entsenden relativ weite, an Umfang wechselnde, ramifizierte Ausläufer nach den verschiedensten Richtungen (vgl. Textfig. 3).

Das Periost ist eine etwa 50 μ dicke Schicht eines dichten Bindegewebes mit zum Teil sehr derben Fasern und recht zahlreichen, langen, ovalen Kernen. Eigentliche Osteoblasten mit deutlichem Zellkörper und epithelartiger Anordnung wurden nicht beobachtet; ebensowenig Riesenzellen. Mit der Knochenoberfläche hängt das Periost auf das innigste zusammen, indem Bindegewebsfasern direkt in den Knochen einstrahlen oder in flache Längsrinnen an dessen Oberfläche eingelagert sind.

Radius und Ulna sind ebenso gebaut wie der Humerus. Die Längsschnitte zeigen eine Ossifikationsgrube ähnlich wie bei Proteus, ohne einen Uebergang von Knorpelzellen in das Periost und weiter in den Knochen im Sinne RANVIERS erkennen zu lassen.

Die Carpalia sind durchweg knorpelig, während Metacarpalien und Phalangen in ihrem Aufbau keine erheblichen Unterschiede von Humerus aufweisen.

Das 21 mm lange Femur des zweiten, viel größeren Exemplares besitzt in den Grundzügen denselben Bau wie der Humerus des kleineren Tieres. Seine Achse bildet ein Knorpelstab, der etwa in der Mitte seiner Länge seinen geringsten Durchmesser im Betrag von ca. 100 μ besitzt und nach beiden Enden zu beträchtlich anschwillt. Die Beziehungen zwischen der Lage des geringsten Durchmessers des Achsenstabes und der Länge des Skeletteiles sind nicht genau feststellbar. Der mittlere Abschnitt des Knorpelstabes ist von einer Knochenkapsel umschlossen. Diese ist in der Nähe der Diaphysenmitte am dicksten und erreicht hier einen Durchmesser von 600—700 μ. Nach proximalwärts und distalwärts nimmt die Dicke der Knochenrinde immer mehr ab, bis sie endlich ganz verschwindet. Der freie Rand bezeichnet die Grenze zwischen Diaphyse und Epiphyse. Innerhalb der Epiphysen zeigt der Knorpel einen hyalinen Charakter. Nur in ganz geringer Ausdehnung waren in der proximalen Epiphyse unregelmäßig geformte Bezirke mit Hämalaun stark dunkel gefärbter Grundsubstanz zu bemerken, die wohl auf Verkalkung hindeuten. Die rundlichen Knorpelzellen liegen regellos, einzeln und in Gruppen durcheinander und sind durch ziemlich breite Grundsubstanzzonen voneinander getrennt. Knorpelfaserungen sind unbedeutend und lassen keine bestimmte Anordnung hervortreten. An den der Gelenkbildung dienenden Oberflächen der Epiphysen liegen die Knorpelzellen dichter zusammen und sind abgeplattet. Eine ausgedehnte faserknorpelige Umwandlung erfährt ein Teil der Oberfläche der distalen Epiphyse, und ein breiter Streifen ebensolchen faserknorpeligen Gewebes stellt eine kontinuierliche Verbindung mit der Oberfläche der proximalen Epiphyse der Tibia her. An der Grenze von Epiphyse und Diaphyse ändert sich die Knorpelbeschaffenheit. Auf Längsschnitten erkennt man deutlich eine dichte Anhäufung von Knorpelzellen entsprechend dem freien Rand des Knochenrohres, anscheinend eine ringförmig angeordnete Proliferationszone. Hier ist die Knorpelgrundsubstanz auch im ganzen spärlicher, und die Knorpelzellen besitzen eine bestimmte Anordnung in queren, etwas nach der Diaphysenmitte konvexen Reihen. Innerhalb der Diaphyse ordnen sich die Querreihen allmählich in Längsreihen um, an der Oberfläche setzt Verkalkung ein, die sich schließlich über den ganzen Querschnitt ausdehnt, und die Grundsubstanz nimmt stark ab, so daß der Knorpel in der Gegend der Diaphysenmitte ein vesikulöses Aussehen gewinnt. Auch im hyalinen Knorpel der beiden Diaphysenenden sind, wie in den Epiphysen, nicht sehr ansehnliche, unregelmäßig verlaufende Knorpelfaserungen zu bemerken. Insoweit würde der Knorpelstab des Femur von dem des Humerus sich nicht in nennenswerten Punkten unterscheiden. Eine wichtige Eigentümlichkeit liegt aber darin, daß wir auf Quer- und Längsschnitten innerhalb des Knorpels am Femur von Bindegewebe und Gefäßen erfüllte Hohlräume bemerken, deren nähere

Schilderung wir besser auf die Beschreibung ähnlicher Hohlräume innerhalb der Knochenschale verschieben.

Der Knochenmantel sondert sich in zwei Lagen, die auf dem Querschnitt meist deutlich, weniger scharf auf dem Längsschnitt voneinander zu unterscheiden sind. Eine innerste Schicht, die sich durch ihre Lichtbrechung und Färbung auszeichnet, hat in der Gegend der Diaphysenmitte eine Dicke von 20 μ. Sie liegt der verkalkten Oberfläche des Knorpels direkt auf und bildet gegen die Hauptmasse des Knochens eine ziemlich scharfe, etwas wellig verlaufende Grenze. Sie enthält niemals Zellen und besteht vorwiegend aus feinen, zirkulär verlaufenden Fibrillen, die stellenweise sehr deutlich zu erkennen sind. Außerdem enthält sie aber auch gröbere, längs- oder schräggerichtete Faserungen. Ein dichtes Geflecht zum Teil sehr grober, im Querschnitt rundlicher Fasern bildet die Hauptmasse des Knochens. Eine feine Punktierung der Faserquerschnitte deutet darauf hin, daß diese Bündel feiner Fibrillen darstellen. Die groben Faserzüge verlaufen in ganz verschiedenen Richtungen. Auf Querschnitten erkennt man deutlich longitudinal verlaufende und radiär von der Peripherie nach dem Zentrum einstrahlende Fasern. Weniger scharf gesondert treten zirkuläre Fibrillenbündel hervor. Mit Hämalaun dunkel gefärbte konzentrische Linien sind besonders bei Untersuchung des Querschnittes mit schwachen Vergrößerungen auffallend. Sie sind namentlich deutlich in der Peripherie des Knochens und liegen hier in kurzen Abständen nebeneinander. Bei Anwendung starker und stärkster Vergrößerungen (Oelimmersion) heben sich diese dunklen Linien nicht so scharf ab, ihre Grenzen erscheinen undeutlich, und ihre feinere Struktur läßt sich mit Hilfe der hier angewandten Technik nicht näher ergründen. Auch an Längsschnitten ist der grobfaserige Bau der Hauptknochenmasse außerordentlich deutlich sichtbar. Den dunklen konzentrischen Ringen des Querschnittes entsprechen ebenfalls nicht scharf abgegrenzte, dunkelblaue, schmale Längsstreifen. Vielfach erkennt man auch derbe Fasern, die an der Oberfläche nicht in radiärer, sondern in schräger, steiler Richtung in die Knochenmasse gegen den Knorpelkern zu eindringen. Sie sind immer so angeordnet, daß sie von der Gegend der Epiphyse her nach der Diaphysenmitte hinziehen. Innerhalb des Fasergeflechtes liegen zahlreiche Knochenzellen. Eine bestimmte Anordnung derselben ist nicht nachweisbar; an einzelnen Stellen liegen sie in relativ großer Zahl nahe beieinander, und dazwischen finden sich ziemlich weite Strecken, die ganz der Zellen entbehren. Die Höhlen, welche die Zellen umschließen, sind groß und sehr vielgestaltig. Sie erscheinen sternförmig verästelt, und ihre weiten Ausläufer und Seitenäste lassen sich vielfach auf lange Strecken verfolgen. Zwischen nahe benachbarten Knochenhöhlen sind auch Anastomosen festzustellen. Während die Form der Hohlräume auf dem Querschnitt im ganzen eine rundliche ist, erscheint sie auf exakten Längsschnitten als eine sehr langgestreckte, schmale. Dann sind auch die Kerne sehr lang und stäbchenförmig. Oefters, namentlich auf den Querschnitten, ist die Kernform auch unregelmäßig. Der Kern erscheint bisweilen wie eingeschnürt, gelegentlich auch in zwei Stücke zerfallen.

Während die Hauptmasse der Knochenschale, wie in den bisher beschriebenen Fällen, ganz massiv aufgebaut ist, sehen wir hier zum ersten Male Hohlräume innerhalb derselben, die von lockerem Binde-

gewebe und feinen Gefäßen ausgefüllt sind. Deren Bedeutung und näheres Verhalten lehrt uns das Studium der Serienschnitte erkennen (vgl. Textfig. 4). Wir sehen, daß etwas distal von der proximalen Epiphysen-Diaphysengrenze zwei Gefäßkanäle dicht nebeneinander von außen her in schräg-distaler Richtung in den Skeletteil eintreten. Sie durchsetzen die Schale des periostalen Knochens und dringen bis in den axialen Knorpel vor. An der Mündung erscheint der eine Gefäßkanal beträchtlich weiter als der andere. Er erreicht einen maximalen Durchmesser von 1 mm. Bald vereinigen sich die beiden Kanäle zu einem ansehnlichen Hohlraum, trennen sich dann wieder, derart daß der eine innerhalb des Periostknochens, der andere innerhalb des Knorpels weiter verläuft, und fließen schließlich wieder zusammen, um dann stark zugespitzt, wenig (etwa 1 mm) proximal von der Mitte der Diaphyse blind zu endigen. Verästelte, unregelmäßig geformte Seitenzweige dehnen sich in transversaler und auch etwas in proximaler Richtung innerhalb des Achsenknorpels aus. Den Inhalt dieser Hohlräume bilden zartwandige Blutgefäßschlingen, begleitet von einer reichlichen Menge lockeren, nicht sehr zellreichen Bindegewebes (vgl. Taf. 2, Fig. 5). Meist hat sich dieses von den Wandungen des Kanals zurückgezogen bis auf die blinden Ausläufer des Kanalsystems. Hier erkennt man, daß offenbar ein Einschmelzungsprozeß im Gange ist, welchem sowohl Knorpel- wie Knochengrundsubstanz zum Opfer fallen. Namentlich im Knorpel erscheinen die Wandungen des Gefäßkanals buchtig. Knorpelhöhlen und ebenso Knochenhöhlen sind eröffnet. Was aus ihrem Inhalt wird, läßt sich an den zu dicken Schnitten der Uebersichtspräparate nicht entscheiden. Auf welche Weise die Einschmelzung erfolgt, ist nicht festzustellen; Riesenzellen konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

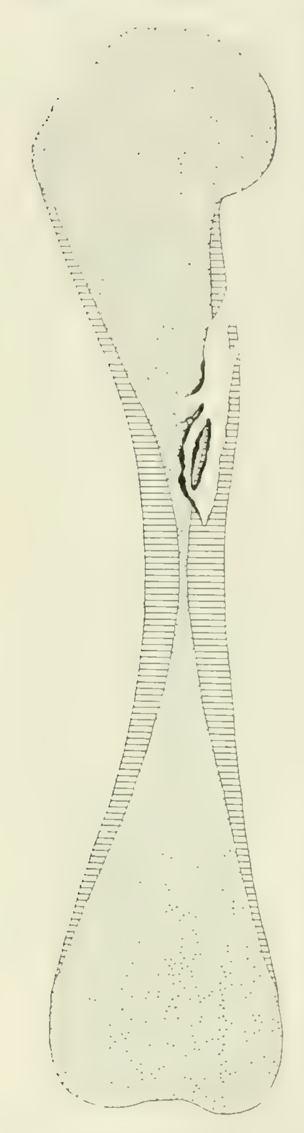


Fig. 4. Femur von Necturus II im Längsschnitt, Schema, aus zahlreichen Längs- und Querschnitten kombiniert. Der schwarze Saum zeigt den enchondralen feinfaserigen Markknochen an. Vergr. 7,3 : 1.

Möglicherweise geht der Einschmelzung des Knorpels eine Veränderung der Knorpelgrundsubstanz voraus. Es fällt nämlich vielfach auf, daß die Knorpelhöhlen in direktem Anschluß an den Einschmelzungsrand einen ziemlich breiten, mit Eosin rot gefärbten Mantel besitzen, der sich deutlich und scharf von der mit Hämalaun blau gefärbten übrigen Knorpelgrundsubstanz abhebt. In den mittleren Abschnitten der Gefäßhohlräume, also nicht in den

Mündungsstücken und nicht in den blinden Enden, bemerken wir eine Auskleidung mit einer dünnen, im Mittel etwa 50—60 μ dicken Schicht einer Hartsubstanz, die sich sehr deutlich von dem grobfaserigen Periostknochen und ebenso von dem bläulich gefärbten Knorpel abhebt. Nicht immer scharf ist die Abgrenzung gegen die rötlichen Umhüllungen mancher Knorpelhöhlen, die wir eben erwähnten. Letztere können auf größere Strecken zusammenfließen und bieten dann ein mehr oder weniger feinkörniges oder feinfaseriges Aussehen. Wir wollen diesen Zustand des Knorpels, ohne näher auf seine Histologie einzugehen, als Knorpelsklerose bezeichnen. Die die Gefäßkanäle streckenweise auskleidende Hartsubstanz nimmt bei der Hämalaun-Eosinfärbung einen blaurötlichen Farbton an, der dunkler ist als der des benachbarten Periostknochens. Nicht selten besteht zwischen beiden auch ein künstlicher Spaltraum. Die Hartsubstanz sieht meist homogen aus oder läßt eine feinfaserige Zusammensetzung erkennen. Sie besteht aus dünnen konzentrischen Lagen, wie man aus einer deutlichen konzentrischen Streifung entnehmen muß. Bisweilen finden sich zwischen den einzelnen Lagen auch schmale künstliche Spalträume. An denjenigen Stellen, wo die feinfaserige Hartsubstanz eine größere Dicke besitzt, schließt sie auch Zellen ein. Diese unterscheiden sich auf den Längsschnitten in Form und Größe nicht in auffälliger Weise von den Knochenzellen und Knochenhöhlen des grobfaserigen Knochens. Nur scheinen sie ganz arm an weiten Seitenästen zu sein. Ob sie Besonderheiten in der Anordnung aufweisen, läßt sich nicht feststellen, da die Dicke der Schichten eine zu geringe und die Zahl der Zellen eine zu spärliche ist, um dies zu entscheiden. Offenbar ist es eine feinfaserige, deutlich lamellär geschichtete Knochensubstanz, die in wechselnder Dicke gewisse Strecken der Gefäßkanalwandungen auskleidet. Wir bezeichnen sie am besten als Markknochen, da sie nicht ein Produkt der Beinhaut, sondern des Bindegewebes in der Lichtung der Gefäßkanäle ist, welches hier allerdings nicht das Aussehen von Knochenmark besitzt. Der Innenfläche dieser Schicht gegen das Kanallumen zu sehen wir öfters vereinzelte schlanke, ovale Kerne anliegen. Aehnliche Kerne finden sich auch an der Resorptionsfläche des Periostknochens, dagegen waren sie nicht an den knorpeligen Umwandungen der Gefäßkanalverzweigungen nachzuweisen. Gelegentlich beobachten wir, daß solche Kerne in die feinfaserige Knochensubstanz aufgenommen und zu Knochenzellkernen werden. Sie mögen also knochenbildenden Zellen angehören, deren Zelleib nicht sichtbar ist. Jedenfalls sind hier keine typischen Osteoblasten zu erkennen.

Das Periost stellt eine ca. 50 μ dicke Schicht von Bindegewebe mit ziemlich derben Fasern und zahlreichen Zellen dar. Die Fasern gehen direkt über in das Perichondrium, setzen sich kontinuierlich in die Knorpelgrundsubstanz der Epiphysen fort und dringen in verschiedenen Richtungen in den Knochen ein. Zwischen Knochenoberfläche und Periost besteht ein inniger Zusammenhang, wie wir ihn auch an anderen Knochen gefunden haben. Wir beobachten vielfach an der Grenze zwischen beiden Zellen und Fasern die halb dem Knochen, halb dem Periost angehören, so daß wir die Ansicht gewinnen, daß das Periost direkt unter Sklerosierung und chemischer Veränderung in Knochen sich umwandelt. Zwischen den Bindegewebsfasern des Periostes liegen die langen, schlanken, ovalen Kerne, deren

Längsachse der des Skeletteiles parallel verläuft. Abgrenzbare Zellkörper finden sich nicht, auch keine typischen Osteoblasten. Eine Ossifikationsgrube im Sinne Ranviers ist nicht vorhanden; die aus der Knorpelgrundsubstanz hervorgehenden und weiterhin aus dem Periost in den Knochen eindringenden Bogenfasern haben nicht den Charakter von Sehnen, und die von ihnen eingeschlossenen Zellen stellen sich nicht als Knorpelzellen dar.

Der Aufbau von Tibia und Fibula bedarf keiner näheren Schilderung. Die beiden Skelettstücke verhalten sich durchaus wie der Humerus des oben besprochenen kleineren Individuums. Sie bestehen aus einem Knorpelstab und einer Knochenumhüllung der Diaphyse. Gefäßkanäle fehlen. Auf eine faserknorpelige Umwandlung an der proximalen Epiphyse der Tibia ist bereits früher hingewiesen worden gelegentlich der Schilderung des distalen Femurendes.

Die einzelnen Elemente des Tarsus bestehen aus reinem hyalinen Knorpel. Nur an den gegenseitigen Berührungsflächen findet sich vielfach faserknorpeliges Gewebe.

Dasselbe gilt für zahlreiche Verbindungen zwischen Metatarsalien und Phalangen, soweit nicht vollständige Gelenke zwischen ihnen zur Ausbildung gelangt sind. Der Aufbau der Skelettstücke selbst stimmt völlig mit dem von Tibia und Fibula überein. Namentlich ist das Fehlen von Gefäßkanälen zu betonen.

Von der vorderen Extremität desselben Tieres, des ungewöhnlich großen Exemplares II, standen mir nur eine Anzahl Schnitte zur Verfügung, die sich nicht zu einer vollständigen Serie aneinanderreihen. Aus dem Studium dieser Schnitte ergibt sich, daß Humerus, Radius und Ulna, die meisten Metacarpalien und Phalangen sich anscheinend ebenso verhalten, wie bei dem kleineren Tiere. Daß im Humerus, Radius oder Ulna auch kleine Gefäßkanäle vorkommen könnten, läßt sich bei der Unvollständigkeit der Schnittserie freilich nicht ausschließen. Sehr bemerkenswert ist aber die Beobachtung, daß in der Grundphalanx eines aus drei Gliedern bestehenden Fingers (um welchen es sich handelt, läßt sich nicht feststellen) ein recht ansehnlicher Gefäßkanal vorkommt, der in der Gegend der Diaphysenmitte den grobfaserigen Periostknochen durchzieht. Seine äußere Mündung liegt in den erhaltenen Schnitten nicht vor. In den Knorpel scheint der Gefäßkanal nirgends einzudringen. Ein großer Teil seiner Wandung wird von einer feinfaserigen Knochenschicht ausgekleidet, deren Dicke stellenweise ganz ansehnlich ist. Riesenzellen sind nicht nachzuweisen. Eine Knorpelsklerose ist an den vorhandenen Präparaten nicht zu sehen. Der feinfaserige Knochen erstreckt sich nicht bis in das Mündungsstück des Gefäßkanales, sondern beschränkt sich auf dessen tiefere Teile und ist deutlich von dem relativ grobfaserigen Periostknochen zu unterscheiden.

b) Sirenidae.

1. Siren lacertina.

Material: Zwei Exemplare. 1) Gesamtlänge 500 mm, Schnauzenspitze—Kloake 335 mm; linke Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Querschnittserie durch proximale Hälfte des Vorderarmes, Längsschnittserie durch distale Hälfte des Vorderarmes und Hand. Schnitt-

dicke 15—20 μ. 2: Gesamtlänge 500 mm, Schnauzenspitze—Kloake 333 mm; linke Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm, Unterarm und Handwurzel, Längsschnittserie durch Mittelhand und Finger, Schnittdicke 25 μ. Beide Tiere sind offenbar nicht voll ausgewachsen, da GADOW (1901) ihre Länge bis auf 700 mm, LEUNIS sogar bis auf fast 1000 mm angibt. Nach BOULENGER (1882) beträgt die Gesamtlänge 670 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 460 mm.

Die Längsschnitte durch den ca. 14 mm langen Humerus des ersten Exemplares zeigen große Uebereinstimmung mit den bei Proteus geschilderten Befunden. Das ganze Skelettstück besteht aus einem kontinuierlichen Stab von hyalinem Knorpel und einer dessen mittleren Abschnitt umschließenden Knochenhülse. Die Enden des Knorpelstabes sind angeschwollen und stellen die der Gelenkverbindung dienenden Epiphysen dar. Sie sind hier nicht ganz vollständig erhalten, so daß die Länge des Oberarmknochens sich nicht genau feststellen läßt. Die Knorpelgrundsubstanz zeigt eine sehr ausgeprägte Faserung in Form breiter Bänder und feiner Fibrillen, die ziemlich geradegestreckt verlaufen. Sie durchziehen die Epiphysen vorwiegend in querer Richtung mit geringer Vorwölbung gegen die Diaphyse zu. Besonders reich entwickelt und deutlich ausgeprägt ist diese Faserung an der Grenze von Epiphyse und Diaphyse, entsprechend dem proximalen und distalen Ende des Knochenrohres der Diaphyse. Eine spezifische Färbbarkeit der Fasern ergab sich nicht aus den verschiedenen angewandten Färbungen. Für die Beurteilung dieser Gebilde gilt das oben bei Proteus darüber Gesagte (S. 71, 72). Der queren Richtung der Fasern entspricht an der Diaphysen-Epiphysengrenze eine Anordnung der Knorpelzellen in Querreihen. An den Rändern des Knochenzylinders scheinen die Knorpelzellen in Gruppen besonders dicht beisammen zu liegen. Offenbar findet hier eine lebhaftere Proliferation derselben statt. Der von der Knochenkapsel umhüllte Diaphysenteil des Knorpelstabes besitzt etwa in der Mitte den geringsten Durchmesser. Er beträgt 0,15 mm. In proximaler und distaler Richtung nimmt der Durchmesser allmählich zu und erreicht an den Enden der Knochenhülse, also an der Grenze von Epiphyse und Diaphyse, eine Länge von $2^1/_2$—3 mm. Der der Diaphysenmitte entsprechende Abschnitt des Knorpelstabes zeigt sich in einer Längenausdehnung von etwa 3,2 mm stark verändert, offenbar verkalkt. Der ganze Bezirk erscheint nach Färbung mit Boraxkarmin viel heller als die Umgebung. Die Grundsubstanz nimmt offenbar nur wenig Farbe auf, ihre Menge vermindert sich mehr und mehr gegen die Diaphysenmitte, der Knorpel gewinnt ein großblasiges Aussehen, indem die weiten Knorpelhöhlen nur durch geringe Streifen von Grundsubstanz voneinander getrennt sind. Innerhalb der Höhlen erkennt man hier und da ganz blaß gefärbte, offenbar zugrunde gehende Kerne und die Schatten grober rundlicher Körner, die in dichten Haufen zusammengelagert sind. Aehnliche Körnerschatten liegen auch stellenweise in der Grundsubstanz, soweit diese nicht stark reduziert ist. Proximal und distal von dieser zentralen, anscheinend verkalkten Partie hat der Diaphysenknorpel eine hyaline Beschaffenheit. Er ist ziemlich reich an Zellen, die in Längsreihen angeordnet sind. Innerhalb der Grundsubstanz kann man hier und da mit wechselnder Deutlichkeit Züge von dunklerer Färbung erkennen, die einige Aehnlichkeit haben mit

den faserartigen Bändern des Epiphysenknorpels. Im Bereich der Diaphyse verlaufen sie aber in der Längsrichtung und begrenzen, indem sie sich überkreuzen oder netzartig untereinander verbinden, longitudinal gerichtete Maschenräume, in welchen die Knorpelzellen liegen. Es findet also an den Grenzen von Diaphyse und Epiphyse eine völlige Umordnung innerhalb des Knorpels statt, indem sowohl die Faserung wie die Gruppierung der Knorpelzellen aus der queren in die Längsrichtung übergeht. Ob in diesen Teilen des Diaphysenknorpels eine oberflächliche Verkalkung existiert, ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen.

Die Knochensubstanz bildet um den Diaphysenknorpel einen Mantel, der in der Diaphysenmitte am dicksten ist und gegen die beiden Enden hin allmählich ausläuft. Sein größter Dickendurchmesser beträgt etwa 0,48 mm auf eine Gesamtlänge von ca. 11 mm. Ueber den Aufbau der Knochensubstanz geben die mit Boraxkarmin gefärbten Längsschnitte keine recht befriedigende Auskunft. Jedenfalls stellt der Knochen eine durchaus einheitliche, kompakte Masse dar. Gefäßkanäle sind nicht vorhanden. Starke Vergrößerungen zeigen eine Zusammensetzung der Knochengrundsubstanz aus im ganzen feinen Fibrillen, die sich durchflechten, bald als feine Punkte, bald als zarte Streifung in verschiedenen Richtungen hervortreten. Eine lamelläre Schichtung ist nur angedeutet, derart daß die Grenzlinien der Lamellen in der Längsrichtung des Skeletteiles verlaufen. Die zahlreichen Knochenhöhlen sind nicht in regelmäßiger Weise angeordnet. Sie sind groß, langgestreckt und schmal und enthalten eine Zelle mit großem ovalen Kern, dessen Längsachse wie die der Knochenhöhle der Längsrichtung des Skeletteiles parallel ist. Die Länge der Knochenhöhlen beträgt 60—70 μ, ihre Breite 10 μ. Das Periost ist nicht erhalten. Infolgedessen ist auch über die Ossifikationsgrube Ranviers hier kein Aufschluß zu gewinnen.

Innerhalb der Knochenmasse, nahe der proximalen Epiphyse, findet sich ein Fremdkörper eingeschlossen, dessen Verhalten einige Aufmerksamkeit verdient. Er liegt in einem annähernd kugeligen Hohlraum, der sich durch 7 Schnitte à 20 μ Dicke hindurch verfolgen läßt. Seine größten Durchmesser auf dem Längsschnitt betragen 140—170 μ. Der Fremdkörper, offenbar ein Parasit, liegt frei im Lumen des Hohlraumes, der allseitig abgeschlossen ist und keinerlei Kommunikation nach außen oder innen erkennen läßt. In sehr deutlicher Weise verursacht dieser Einschluß eine Störung im Gefüge des Knochens. Die innerste Wand des Hohlraumes bildet eine höchstens 10 μ dicke Schicht von zirkulär verlaufenden Knochenfibrillen. Sie hebt sich scharf ab von der Umgebung, welche aus einem relativ locker erscheinenden Fasergewirr besteht, das sich wenig in die Dicke, beträchtlich aber in die Länge nach proximal- und distalwärts ausdehnt und sich wie ein Keil zwischen die gewöhnliche, viel dichter und gleichmäßiger aussehende Knochensubstanz einschiebt. Ganz auffällig ist auch das Verhalten der großen, stark verästelten Knochenzellen. In der nächsten Umgebung des Hohlraumes liegen sie mit ihrer Längsachse parallel den zirkulären Fasern der innersten Knochenschicht. Nach außen davon finden sie sich in außerordentlich großer Zahl dicht zusammenliegend, ohne jede Regelmäßigkeit in ihrer Form und Anordnung, soweit das lockere Filzwerk von Knochenfibrillen reicht. Wie sich dies weit über den Bezirk der Einlagerung in proxi-

maler und distaler Richtung ausdehnt, so ist es auch in der Längsschnittserie bereits lange vor dem Auftreten des Hohlraumes zu bemerken und erhält sich ebenso noch durch eine lange Reihe von Schnitten nach dem Verschwinden desselben. Was den Inhalt des Hohlraumes betrifft, so handelt es sich offenbar um das eingekapselte Embryonalstadium eines parasitischen Wurmes. Ein größeres, weitergebildetes Exemplar findet sich auf der Querschnittserie zwischen Radius und Ulna, ebenfalls von einer Kapsel umschlossen. Saugnäpfe sind hier deutlich zu erkennen. Wahrscheinlich sind es Trematoden, von denen O. v. LINSTOW (Compendium der Helminthologie, 1878, p. 206) zwei Formen als unterhalb der Cutis bei Siren lacertina eingekapselt vorkommend aufführt, nämlich Distomum Sirenis VAILLANT und Monostomum asperum VAILLANT. Eine derselben dürfte hier vorliegen. Eine genauere Bestimmung war mir nicht möglich und erschien auch für unseren Zweck bedeutungslos.

Für ein näheres Studium der Knochensubstanz eignen sich besser die nach verschiedenen Methoden gefärbten Querschnitte durch den Vorderarm. Auch Radius und Ulna besitzen einen kontinuierlichen Achsenstab aus hyalinem Knorpel. Dieser zeigt in der Diaphysenmitte den geringsten Durchmesser (70 μ), nach den Epiphysen zu schwillt er allmählich an. Faserungen sind hier nur in geringer Ausdehnung, im ganzen parallel der Oberfläche des Knorpels wahrnehmbar. Innerhalb des knöchernen Rohres der Diaphyse weist der Knorpel eine oberflächliche, dunkler gefärbte Zone auf, die gegen die Diaphysenmitte zu von der Epiphysengrenze an immer mehr an Dicke zunimmt, bis sie schließlich in der Diaphysenmitte den ganzen Querschnitt einnimmt. Die Dunkelfärbung ist eine unregelmäßige, fleckige. Offenbar handelt es sich um Verkalkung. Gleichzeitig nimmt von der Epiphyse gegen die Diaphysenmitte zu die Knorpelgrundsubstanz zwischen den Knorpelhöhlen immer mehr ab, und der Knorpel gewinnt dadurch einen großblasigen Charakter.

Die Knochenkapsel ist in der Diaphysenmitte recht ansehnlich dick. Nach beiden Enden hin läuft sie allmählich aus. Wie bei Proteus erkennt man innerhalb derselben zwei Lagen: eine ganz dünne innere Schicht, die dem Knorpel direkt aufgelagert ist, und die peripher gelegene Hauptmasse des Knochens. Die innerste Schicht hat eine nicht ganz gleichmäßige Dicke von ca. 10 μ. Sie ist nicht an allen Schnitten deutlich, so daß ihre Ausdehnung nach beiden Knochenenden zu sich nicht mit Sicherheit feststellen läßt. Niemals enthält die innerste Knochenschicht Zellen. Sie erscheint homogen oder aus ganz feinen zirkulär verlaufenden Fibrillen zusammengesetzt. Mit Hämalaun ist diese Knochenlage nur schwach färbbar. Vor der Umgebung zeichnet sie sich aus durch eine abweichende Lichtbrechung. Stellenweise ist sie auch durch einen schmalen, allerdings artifiziellen, Spalt von der Hauptmasse des Knochens getrennt. Diese letztere stellt ein Geflecht feinerer und gröberer Fibrillen dar, die in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Sehr deutlich erkennt man quergeschnittene Längsfasern, die besonders grob sind an den Ansatzstellen von Sehnen, und in der Längsausdehnung zu übersehende Fibrillen, welche in radiärer Richtung in den Knochenmantel von außen einstrahlen. Letztere sind offenbar ebenfalls besonders entwickelt an der Befestigungslinie von Sehnen (vgl. Taf. 2, Fig. 6).

Eine nicht scharf ausgeprägte Zusammensetzung der gesamten peripheren Knochenmasse aus mehreren konzentrischen Schichten von wechselnder Dicke wird zum Ausdruck gebracht durch schmale, unregelmäßige, mit Hämalaun dunkel gefärbte Linien. Diesen entsprechen scheinbar Bündel feiner Fibrillen, die in zirkulärer Richtung verlaufen und zarte radiäre Septen zwischen die Längsfasern entsenden. Eine bestimmte Gruppierung der Knochenzellen läßt sich nicht wahrnehmen. An manchen Stellen liegen deren mehrere dicht beisammen und in anderen Gegenden fehlen sie in größerer Ausdehnung völlig. Die Form der Knochenhöhlen ist rundlich oder oval. Vielfach erscheinen sie etwas abgeplattet entsprechend der Oberfläche des Skeletteiles. Ihre Längsachse ist longitudinal gestellt wie die Längsschnitte ergeben. Die Knochenhöhlen entsenden zahlreiche, ziemlich weite, lange, etwas verästelte Ausläufer, die namentlich in zirkulärer Richtung, weniger in radiärer Anordnung, sichtbar werden.

Die Beinhaut ist hier im Vergleich mit Proteus eine dünne, nicht scharf abgegrenzte Schicht von lockerem Bindegewebe mit feineren und auch gröberen Faserbündeln. Zwischen den Bindegewebsbündeln finden sich vereinzelte ovale Kerne, die stellenweise der Knochenoberfläche dicht anliegen. Typische Osteoblasten fehlen vollkommen, desgleichen Riesenzellen. Die Beziehungen zwischen Beinhaut und Periost sind sehr innige wie auch bei Proteus. Bindegewebsfasern des Periostes gehen unmittelbar in die Faserungen des Knochens über und dieser erscheint durchaus als eine sklerosierte Bindegewebsmasse. Sehr bedeutungsvoll für diese Anschauung erscheint der oben geschilderte Befund eines Saugwurm-Embryonalstadiums innerhalb der Knochensubstanz. Es ist völlig unwahrscheinlich, daß dieser Parasit durch aktive Bewegungen von außen in den bereits gebildeten Knochen hineingelangt sein sollte. Die kugelige Kapsel ist allseitig geschlossen und von einer ganz gleichmäßig ausgebildeten Wand umgeben. In ziemlich weiter Ausdehnung um die Einlagerung herum ist das Knochengefüge gelockert und die Fibrillenanordnung gestört. Dies wird schwerlich nachträglich innerhalb des bereits vorhandenen Knochens durch Eindringen des Parasiten in denselben geschehen sein, sondern ist verständlicher durch die Annahme, daß der innerhalb des Bindegewebes abgekapselte und von einem zellreichen Bindegewebe umschlossene Embryo durch direkte Umwandlung des Bindegewebes in Knochen in den Knochenmantel hineingelangte.

Längsschnitte durch Unterarm, Metacarpalien und Phalangen zeigen dieselben Bilder im kleinen, wie sie oben vom Humerus beschrieben wurden. Ueberall fehlt ein Markraum. Die Skelettstücke bestehen aus einem in der Mitte sehr schlanken, nach den beiden Enden zu angeschwollenen Knorpelstab und einer diaphysären Knochenschale. Innerhalb des Knorpels sieht man stellenweise Faserungen, die vorwiegend quer verlaufen und keine Besonderheiten zeigen. Sehr deutlich erkennt man hier und da eine dichtere Anhäufung der Knorpelzellen rings um den Rand der Knochenkapsel an der Epiphysen-Diaphysengrenze. Hier proliferieren die Knorpelzellen. Die Bildung von Quer- und Längsreihen der Knorpelzellen ist nicht deutlich, wohl infolge der geringen Anzahl derselben in den sehr schlanken Knorpelstäben. In ziemlich großer Ausdehnung ist das Mittelstück jeder Diaphyse verkalkt, während in den beiden Endstücken die Verkalkung sich auf die oberflächlichste Schicht beschränkt.

In der Knochensubstanz wird nach starker Hämalaunfärbung auch auf dem Längsschnitt eine konzentrische Schichtung wahrnehmbar durch dunkelblaue, nicht recht scharfe Linien, die ungefähr der Knorpeloberfläche parallel verlaufen. Die innerste Knochenschicht ist stellenweise zu erkennen, läßt sich aber nicht in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgen. Eine Art von Ossifikationsgrube ist zwar vorhanden, entspricht aber nicht ganz der Beschreibung von Ranvier. Man sieht nur, daß sich perichondrale Bindegewebszüge einerseits direkt in die Knorpelgrundsubstanz fortsetzen, andererseits der Außenfläche der Knochenschicht anlagern resp. derbe Fasern in diese hineinsenden, die in steilem Verlauf von beiden Enden her der Diaphysenmitte zustreben. Letztere Fasern lassen sich jedenfalls zum Teil recht deutlich darstellen durch Färbung mit Gentianaviolett-Anilinwasser nach Gram-Weigert. Man bemerkt dann, daß sie vielfach stark geschlängelt, korkzieherförmig gewunden verlaufen.

Die Carpalia bestehen aus anscheinend unverändertem hyalinen Knorpel ohne jede Spur von Verkalkung oder Verknöcherung. Sie stehen untereinander in Verbindung durch ein eigenartiges faserknorpeliges Gewebe, das die Stelle von Gelenken vertritt. Dasselbe findet sich auch noch zwischen Unterarm und Carpus, aber kombiniert mit einer Gelenkhöhle. Namentlich in dem unter der Cutis gelegenen Gewebe der Hand finden sich noch zahlreich eingekapselte Embryonalstadien von parasitären Trematoden.

Der Humerus eines zweiten etwa ebenso großen, aber besonders kräftigen Tieres ist noch um 2 mm länger als der oben beschriebene nicht ganz vollständige des Exemplars I. Seine Bauverhältnisse sind ganz dieselben, nur fehlen die Parasiten. Der geringste Durchmesser des axialen Knorpelstabes beträgt etwa 100 μ und findet sich anscheinend in der Mitte des Skeletteiles. Eine innerste, feinfaserige, zirkuläre Knochenschicht war hier nicht wahrnehmbar. Die größte mittlere Dicke des Periostknochens beläuft sich etwa in der Mitte des Humerus auf 300—320 μ. Seine grobfaserige Struktur zeigt sehr deutlich Taf. 2, Fig. 7. Eine Ossifikationsgrube, die das Ende des periostalen Knochenrohres aufnimmt, ist in gleicher Weise wie an dem anderen Humerus ausgebildet. Recht deutlich erkennt man auch eine dichtere Anhäufung von Knorpelzellen am Rande der Diaphysen-Epiphysengrenze, offenbar ein Ausdruck für die hier sich abspielende Proliferation. Das Periost wird durch eine Schicht von Bindegewebe gebildet, dessen nicht sehr derbe Fasern vielfach parallel zueinander verlaufen und von zahlreichen langgestreckten Kernen begleitet sind. Die Dicke des Periosts ist über den größten Teil des Humerus hin nur unbedeutend und nimmt nur gegen die Ossifikationsgruben hin etwas zu.

Radius und Ulna haben denselben Bau wie der Humerus. Auch bei ihnen liegt die dünnste Stelle des knorpeligen Achsenstabes mit einem Durchmesser von 90 resp. 82 μ in der Mitte des Skelettstückes.

Ganz ebenso verhalten sich die Metacarpalien und Phalangen: die Carpalia bestehen gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel.

2. Pseudobranchus striatus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 137 mm, Schnauzenspitze—Kloake 83 mm, anscheinend ein noch jugendliches Tier, da Gadow (1901)

die Gesamtlänge auf etwa 7 inches = 175 mm angibt, während nach Boulenger (1882) die Gesamtlänge 180 mm, die Entfernung von Schnauze zu Kloake 106 mm beträgt; linke Vorderextremität, Querschnittserie bis zum Ende, Schnittdicke 20—25 μ.

Die ganze Vorderextremität des nicht völlig ausgewachsenen Tieres ist sehr klein und zart. Die Länge des Humerus beläuft sich auf etwa 2.3 mm. Sein Aufbau ist derselbe ganz einfache wie bei Siren lacertina. Die Achse bildet ein Knorpelstab, der offenbar ziemlich genau in der Mitte des Skeletteiles seinen geringsten Durchmesser im Betrage von ca. 50 μ besitzt. Eine Verkalkung des Knorpels ist hier nicht deutlich zu erkennen. Der mittlere Abschnitt des Knorpelstabes wird von einem periostalen Knochenmantel umhüllt, dessen grobfaserige Beschaffenheit nicht ausgeprägt ist. Seine größte mittlere Dicke beträgt in der Mitte des Humerus 26 μ. Das Periost ist eine ganz dünne, nicht scharf abgrenzbare Bindegewebslage. Radius und Ulna und ebenso auch Metacarpalien und Phalangen stimmen in ihrem Bau gänzlich mit dem Humerus überein. Die Knorpelachse der Ulna hat einen geringsten Durchmesser von ca. 40 μ, die des Radius von ca. 50 μ wie der Humerus. Auch bei den beiden Unterarmknochen liegt die engste Stelle des Knorpelstabes ziemlich genau in der Mitte des ganzen Skeletteiles. Alle Carpalia bestehen aus unverkalktem Hyalinknorpel.

Zusammenfassung: Phanerobranchiata.

Unsere Befunde an zahlreichen langen Skelettstücken aus den Extremitäten von Phanerobranchiaten sind ziemlich einheitlicher Natur. Die Grundzüge des Aufbaues stimmen bei allen diesen Skelettstücken völlig überein, nur mit Ausnahme des Femur und einer Grundphalanx der Hand bei einem ganz ungewöhnlich großen Exemplar von Menobranchus lateralis. Bei letzteren beiden finden wir die einfachen Zustände der übrigen Skelettstücke kompliziert durch eine neue Einrichtung.

Alle langen Skelettstücke von Phanerobranchiaten zeigen folgenden Grundplan ihres Aufbaues: die Achse bildet ein Stab aus Knorpel, der in der Gegend der Mitte seiner Länge den geringsten Durchmesser besitzt und nach beiden Enden zu allmählich dicker wird. Die beiden angeschwollenen Enden dienen zur Verbindung mit benachbarten Skelettstücken. Ein ansehnlicher mittlerer Abschnitt dieses Knorpelstabes wird von einer Knochenschale umschlossen, die etwa in der Mitte der Länge des Skeletteiles am dicksten ist und nach den beiden Enden zu allmählich ausläuft. Den mittleren von Knochen umhüllten Teil des Skelettstückes bezeichnen wir als Diaphyse, die beiden angeschwollenen, ausschließlich knorpeligen Enden als Epiphysen. Letztere werden von einem bindegewebigen Perichondrium umhüllt, abgesehen von demjenigen Teil ihrer Oberfläche, der besondere Einrichtungen zur Verbindung mit benachbarten Skelettstücken darbietet. An die Knochenschale der Diaphyse schließt sich außen eine als Periost zu bezeichnende Bindegewebslage, von welcher offenbar die Bildung des Knochens ausgegangen ist, so daß also bei den meisten Skeletteilen der Phanerobranchiaten ausschließlich periostaler Knochen vorhanden ist.

Der Achsenknorpel hat hyaline Beschaffenheit. Die Grundsubstanz ist reichlicher in den Epiphysen und wird gegen die Mitte der Diaphyse immer spärlicher. Soweit der Knorpel von Knochen bedeckt ist, also in der Ausdehnung der Diaphyse, zeigt er eine Veränderung seiner oberflächlichen Schichten, die bei geringer Ausdehnung des Knorpelquerschnittes, also in der Gegend der Diaphysenmitte, dessen ganze Fläche betrifft. Diese Veränderung macht sich bemerklich durch eine dunkelblaue Färbung nach Behandlung mit Hämatoxylinlösungen und stellenweise durch das Auftreten von Körnchen in der Grundsubstanz wie auch in den Knorpelhöhlen. Wir führen diese Erscheinung auf eine Verkalkung des Knorpels zurück. Entsprechend der Grenze zwischen Diaphyse und Epiphyse liegen an der Oberfläche des Knorpels in einer schmalen ringförmigen Zone zahlreiche kleine Knorpelzellen dicht nebeneinander. Dieser Umstand sowie die Gruppierung der benachbarten Knorpelzellen deuten darauf hin, daß an den beiden Enden der Diaphyse eine Knorpelproliferationszone besteht, die das Material für das Längen- und Dickenwachstum der Diaphyse liefert. Die geringste Dicke des Knorpels in der Gegend der Diaphysenmitte ist sehr unbedeutend. Sie beträgt im Humerus von Pseudobranchus nur 50 μ und schwankt im Femur resp. im Humerus der anderen untersuchten Formen zwischen 100 und 150 μ. Nach den beiden Enden der Diaphyse zu steigt der Durchmesser sehr beträchtlich. Die Unterschiede des geringsten Durchmessers des Achsenknorpels bei den verschiedenen Formen beruhen wohl zum Teil auf den Folgen der Konservierung, zum Teil auf individuellen Differenzen. So beträgt auch der geringste Durchmesser des Achsenknorpels von Radius und Ulna bei einem Exemplar von Siren lacertina 70 μ und bei einem zweiten, fast genau gleichgroßen Exemplar 90 resp. 82 μ, während die Maße des geringsten Durchmessers am Humerus 150 resp. 100 μ betragen. Andere in der detaillierten Beschreibung berücksichtigte Eigentümlichkeiten im Bau des Knorpelstabes können hier übergangen werden.

Betrachten wir weiter die Knochenschale der Diaphyse, so finden wir ihre Form sehr einfach. Sie umgibt den Knorpelkern nach allen Radien in ziemlich gleichmäßiger Dicke, besitzt in der Gegend der Diaphysenmitte den größten Durchmesser und wird nach beiden Enden zu immer dünner. Die größte Dicke der periostalen Knochenmasse ist um so beträchtlicher, je größer der betreffende Skeletteil ist. Sie schwankt an unserem Untersuchungsmaterial zwischen 700 μ an dem 21 mm langen Femur von Menobranchus und 26 μ an dem 2,3 mm langen Humerus von Pseudobranchus. Eine nicht überall nachweisbare und meist nur wenige μ dicke innerste Knochenschicht schließt sich direkt an die Oberfläche des verkalkten Knorpels an und zeigt gegenüber der Hauptmasse des Knochens eine gewisse Selbständigkeit durch ihre Lichtbrechung und ihren Farbton an gefärbten Präparaten, ihr relativ homogenes Aussehen und ihre Neigung, sich von dem übrigen Knochen loszulösen. Diese dünne Knochenschicht besteht vorwiegend aus zirkulär verlaufenden ganz feinen Fibrillen und enthält anscheinend niemals Zellen. Die Hauptmasse des Knochens ist ein Geflecht von Fibrillen, die stellenweise zu sehr derben Fasern zusammengefaßt sind. Die Verlaufsrichtung der Fibrillen ist eine sehr wechselnde. Ein zur Knorpelachse konzentrischer Bau der Knochensubstanz ist namentlich bei schwachen Ver-

größerungen meist ziemlich deutlich sichtbar durch unregelmäßige schmale Linien, die durch Hämalaun dunkelblau gefärbt werden. Die Abstände dieser konzentrischen Linien voneinander sind bald größer, bald kleiner. In den Zwischenräumen zwischen ihnen verbreiten sich feine unregelmäßige Radiärästchen der Hauptlinien. Anscheinend stellen diese dunkeln Linien ebenfalls Bündel feiner Fibrillen dar. Eine nähere histologische Untersuchung an feinen Schnitten von gut konserviertem Material wäre wünschenswert, steht aber nicht in näherem Zusammenhang mit den von uns aufgeworfenen Fragen. Innerhalb der faserig gebauten Knochenmasse liegen in unregelmäßiger Verteilung, bald ganz vereinzelt auf längere Strecken, bald in größerer Zahl ziemlich nahe beieinander umfangreiche Hohlräume, die Zellen einschließen. Die Zellhöhlen und ebenso die Zellkerne sind langgestreckt und ihr langer Durchmesser läuft im ganzen der Längsachse des Skeletteiles parallel. Auf dem Querschnitt erscheinen Hohlräume wie Zellkerne rundlich oder oval. Stellenweise nimmt man wahr, daß die Knochenhöhlen entsprechend den konzentrischen Schichten etwas abgeplattet sind. Sehr unregelmäßig wird die Form der Hohlräume durch zahlreiche, relativ weite Ausläufer, die nach den verschiedensten Richtungen von ihrer Oberfläche ausgehen und unter Verzweigungen sich weithin ausdehnen. Verhältnismäßig selten scheinen sie in radiärer Richtung sich zu erstrecken. Oefters stehen auch benachbarte Hohlräume in breiter Verbindung untereinander oder auch in einem großen und unregelmäßig geformten Hohlraum liegen zwei mehr oder weniger vollständig voneinander getrennte Kerne. Diese histologischen Details der periostalen Knochensubstanz sind nicht recht ausgeprägt an der nur ganz dünnen Knochenumhüllung des kleinen zarten Humerus eines jugendlichen Pseudobranchus.

In innigstem Zusammenhang mit der Oberfläche des Knochens steht das Periost, eine beim erwachsenen Proteus und Menobranchus ungefähr 50 μ dicke Lage von sehr dichtem, derbfaserigen Bindegewebe, das reich ist an ovalen Kernen. Die Bindegewebsfasern setzen sich vielfach direkt in den Knochen hinein fort, dessen Oberfläche zahlreiche Vertiefungen und Rillen aufweist, in denen die Bindegewebsbündel liegen. Auch Zellen resp. Kerne finden sich öfters an der Grenze von Periost und Knochen. Typische Osteoblastenreihen sind nirgends zu sehen. Auch mehrkernige Osteoklasten wurden nicht beobachtet. Zart und, abgesehen von der Gegend der Ossifikationsgrube, ganz dünn ist das Periost bei Siren und Pseudobranchus.

Abweichungen von diesem höchst einfachen Bau der Skeletteile fanden wir nur am Oberschenkel und an einer Grundphalanx der Hand eines besonders großen Exemplars von Menobranchus lateralis, ein Befund, der um so bemerkenswerter ist, als die Skeletteile des Unterschenkels, des Metatarsus und der Zehen ebenso wie mehrere Metacarpalien und andere Phalangen desselben Tieres der oben gegebenen Schilderung entsprechen. Die Abweichung besteht in dem Auftreten von Gefäßkanälen. Nur ein solcher besteht in der Gegend der Diaphysenmitte an der Grundphalanx, während deren zwei von dem proximalen Diaphysenende her schräg in das Femur bis nahe an dessen Mitte vordringen. Im ersteren Falle bleibt der Gefäßkanal innerhalb des Knochens, im letzteren verbreiten sie sich auch im Knorpel und treten mehrfach untereinander in anastomotische Verbindung. Den Inhalt der

Hohlräume bilden Gefäße, begleitet von lockerem, zellarmen Bindegewebe. In den mittleren Teilen der Kanäle findet sich ein dünner Wandbelag aus feinfaseriger Knochensubstanz, die aus gleichmäßigen dünnen lamellären Schichten sich aufbaut. Diese Knochensubstanz ist deutlich unterscheidbar von der grobfaserigen Knochenschale der Diaphyse. Die von ihr eingeschlossenen spärlichen Knochenhöhlen sind im Längsschnitte schmal und spindelförmig und entbehren anscheinend der zahlreichen Ausläufer. An der dem Lumen des Gefäßkanals zugewandten Oberfläche des feinfaserigen Knochens liegt eine Reihe von ovalen Kernen, von denen einzelne in Grübchen der Knochensubstanz hineinreichen. In der Umgebung der blinden Enden der Gefäßkanäle zeigt der grobfaserige Knochen sowie der Knorpel eine unregelmäßige, arrodierte Oberfläche. Außerdem ist die angrenzende Knorpelgrundsubstanz verändert, indem sie um die Knorpelhöhlen herum Schalen bildet, die sich lebhaft mit Eosin färben und eine feinkörnige oder feinfaserige Struktur aufweisen. Wir bezeichneten diesen Zustand als Knorpelsklerose.

Versuchen wir uns nun ein Bild von der Entwicklung und dem Wachstum der Skeletteile in den freien Extremitäten der Phanerobranchiaten zu entwerfen, so gelangen wir zu folgenden Schlüssen: die Grundlage und Anlage aller Extremitäten-Skeletteile besteht aus hyalinem Knorpel. Ausschließlich aus diesem Baumaterial bestehen auch im erwachsenen Zustand die Carpalia und Tarsalia. Diese bleiben offenbar dauernd unverkalkt, denn die beim jugendlichen Proteus beobachteten Farbendifferenzen von Zentrum und Peripherie können nicht zugunsten einer zentralen Verkalkung ins Gewicht fallen gegenüber den negativen Befunden bei erwachsenen Tieren. Alle übrigen mehr in die Länge entfalteten Skelettstücke der Extremitäten erhalten eine röhrenförmige Knochenumhüllung. Die Abscheidung von Knochensubstanz auf die knorpelige Unterlage beginnt offenbar sehr früh, zu einer Zeit, wo die knorpelige Anlage noch sehr klein, die Knorpelgrundsubstanz noch nicht stark ausgebildet ist. Der Ablagerung von Knochengrundsubstanz geht anscheinend eine Verkalkung des Knorpels voraus, die bei dessen geringem Umfang seinen ganzen Querschnitt betrifft. Der Knochen ist ein Produkt des Periostes und zwar in dem Sinne, daß die am meisten zentral gelegenen Teile der Beinhaut, Faserbündel sowohl wie Zellen, direkt in Knochenbestandteile sich umwandeln und diesen mit aufbauen helfen. In jugendlichen Stadien (Proteus, Pseudobranchus) ist das Periost dünn und relativ locker gebaut, die von ihm produzierte Knochengrundsubstanz nicht sehr grobfaserig. Der Skeletteil vergrößert sich an Länge und Dicke durch Proliferation des Knorpels in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze und entsprechend dem Knorpelwachstum dehnt sich die Knochenschale nach beiden Enden der Diaphyse hin aus, wobei sie gleichzeitig durch äußere Auflagerung von seiten des Periostes an Dicke gewinnt. Auch weiterhin geht der Ablagerung von Knochen eine Verkalkung des Knorpels voran oder vollzieht sich mehr oder weniger gleichzeitig mit ihr. Sie beschränkt sich aber mit zunehmendem Umfang des knorpeligen Achsenstabes nur auf dessen oberflächlichste Schichten. Bei älteren Tieren (Proteus, Menobranchus) erscheint das Periost sehr dick- und grobfaserig, auch die äußeren Knochenschichten enthalten sehr derbe Fibrillenbündel. Letzteres gilt auch für den Periostknochen von Siren, während das Periost bei

zwei verschiedenen Exemplaren dieses Tieres nur eine ganz dünne, zarte Bindegewebslage darstellt. Der dünnste, am vollständigsten verkalkte und an Grundsubstanz ärmste Teil des knorpeligen Achsenstabes entspricht überall etwa der Mitte der Diaphyse resp. des ganzen Skeletteiles. Bei Siren und Pseudobranchus liegt die Stelle des geringsten Knorpeldurchmessers ziemlich genau in der Diaphysenmitte, bei Proteus und Necturus wie es scheint etwas proximal davon. Wir schließen daraus, daß das Wachstum an beiden Diaphysenenden im ganzen in gleichmäßiger Weise fortschreitet, vielleicht bei Proteus und Necturus am distalen Ende etwas lebhafter ist als am proximalen. Eine Wachstumsgrenze ist wohl nur durch den Tod des betreffenden Individuums gegeben. Die an sich ziemlich einfache Form der Skeletteile scheint sich nur durch Vergrößerung ihrer einzelnen Bestandteile zu verändern. Wir fanden keine Anzeichen einer Formänderung durch Resorption, da nirgends Osteoklasten oder Riesenzellen bemerklich waren. Ob das Wachstum ein gleichmäßiges, durch das ganze Jahr andauerndes, oder in verschiedenen Jahreszeiten an Intensität wechselndes ist, war durch unser Material nicht festzustellen. Gefäßkanäle fanden sich nur bei einem, durch offenbar ganz abnorme Größe ausgezeichneten, Exemplar von Menobranchus, und zwar im Femur und in einer Grundphalanx der Hand, also in einem sehr großen und in einem recht kleinen Skeletteil, während eine größere Zahl von Knochen, die an Umfang zwischen den beiden eben genannten stehen, der Gefäßkanäle entbehren. Diese Konstatierungen erscheinen wichtig für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Bedeutung dieses Befundes. In welcher Weise die Gefäßkanäle hier zustande gekommen sind, läßt sich nicht feststellen. Osteoklasten wurden nicht beobachtet, aber es ist anzunehmen, daß Teile des Periostknochens sowie des verkalkten oder sklerosierten Achsenknorpels durch Resorption zerstört wurden. An ihre Stelle traten Blutgefäße und mit ihnen drang lockeres Bindegewebe in den Skeletteil ein, das durchaus nicht den Charakter von Knochenmarkgewebe besitzt, aber offenbar Zellen mit skleroblastischen Fähigkeiten einschließt. Deren Produkt ist eine unvollständige Wandbekleidung der Gefäßkanäle mit einer Lage von feinfaserigem, deutlich konzentrisch geschichteten Knochen, der sich meist scharf vom Periostknochen abhebt und am besten als Markknochen zu bezeichnen ist.

II. Cryptobranchiata, Derotremata, Amphiumidae.

1. Cryptobranchus japonicus, Megalobatrachus maximus, Sieboldia maxima.

M a t e r i a l: ein Exemplar, Gesamtlänge 660 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 470 mm; anscheinend noch jugendliches Tier, da Gesamtlänge von Leunis auf über 1000 mm, von Gadow (1901) bis 1530 mm angegeben wird; Boulenger (1882) nennt als Gesamtlänge 870 mm und berechnet die Entfernung von Schnauze zu Kloake auf 530 mm; linker Femur, proximales und distales Ende, einige Quer- und Längsschnitte; mittlerer Abschnitt Querschnittserie, Schnittdicke 15—25 μ; linkes Metatarsale III Längsschnittserie; Phalangen der dritten linken Zehe Querschnittserie, Schnittdicke 35 μ; Metatarsale und Phalangen der vierten linken Zehe, mehrere Längsschnitte; linker Humerus, Längsschnitte durch proximales Ende, Querschnitte durch mittleres Stück, Schnittdicke 30—35 μ.

An dem 45 mm langen Femur läßt sich trotz mannigfacher Komplikationen seines Baues doch noch feststellen, daß er in dem Grundplan seines Aufbaues mit den bisher geschilderten Urodelen übereinstimmt. Er besteht aus einem knorpeligen Achsenstab, der in seinen mittleren Partieen von einem Knochenmantel umhüllt wird und dadurch in eine Diaphyse und die beiden Epiphysen sich gliedert. In Knorpel und Knochen verbreiten sich in großer Ausdehnung Gefäßkanäle.

Der Knorpelstab ist in der Diaphysenmitte ganz schlank und schwillt nach beiden Enden zu stark an, um die Gelenkenden des Femur zu bilden. Auf eine ganz kurze Strecke ist in der Mitte der Diaphyse der Knorpel völlig unterbrochen und ersetzt durch einen Gefäßkanal. Diese Strecke ist etwa 350 μ lang, soweit sich dies bei den zum Teil etwas zerrissenen, sehr schwierig herzustellenden Schnitten bestimmen läßt. Oberhalb und unterhalb dieser Stelle hat der Knorpelstab einen Durchmesser von ca. 300 μ und nimmt dann proximal- und distalwärts zu bis auf einen größten Durchmesser von 10 mm. Der Knorpel hat in den Epiphysen hyaline Beschaffenheit. Rundliche Knorpelzellen liegen einzeln oder in kleinen Gruppen eingebettet in reichliche Mengen von Intercellularsubstanz. Gegen die freie Oberfläche der Epiphyse zu rücken die Zellen dichter aneinander und platten sich mehr oder weniger ab. Hier färbt sich auch die Grundsubstanz etwas dunkler in einer schmalen Zone, die sich von der heller gefärbten Hauptmasse des Knorpels nicht scharf absetzt. Dort, wo das Bindegewebe des Perichondrium resp. der Gelenkkapsel mit dem Knorpel in Verbindung tritt, sieht man, daß die Bindegewebsfasern kontinuierlich in die Knorpelgrundsubstanz übergehen. Innerhalb dieser sind sie nicht mehr sichtbar und nicht zu verwechseln mit anscheinenden Knorpelfaserungen, die wir hier, ebenso wie bei anderen Formen, in reichlicher Ausbildung beobachten. Sie verlaufen namentlich in den oberflächlichen Schichten des Epiphysenknorpels im ganzen der Knorpelbegrenzung parallel, strahlen aber auch in das Innere der ansehnlichen Knorpelmasse, anscheinend regellos, ein. In der Tiefe nehmen sie eine mehr quere Verlaufsrichtung an. Stärkere quere Faserzüge finden sich an der Grenze von Epiphyse und Diaphyse. Sie haben einen leicht bogenförmigen Verlauf von einer Seite zur anderen, wie die Längsschnitte lehren, wobei die Konvexität des Bogens nach der Diaphyse zu gerichtet ist. Hieran anschließend vollzieht sich am Anfang der Diaphyse eine Umordnung in der Richtung der Faserstrukturen. Wir finden hier mehr longitudinal verlaufende Züge, die sich aber nicht mehr weit ins Innere der Diaphyse hinein verfolgen lassen und auch nicht so scharf konturiert erscheinen. Der Verlaufsrichtung der Fasern folgt die Anordnung der Knorpelzellen, die, wie erwähnt, im Hauptteil des Epiphysenknorpels unregelmäßig gelagert sind, an der Epiphysen-Diaphysengrenze quere Reihen bilden und am Anfang des Diaphysenknorpels in Längsreihen sich umordnen. Angrenzend an den freien Rand des Knochenrohres der Diaphyse findet sich eine schmale, ringförmige Knorpelzone, in der zahlreiche kleine Knorpelzellen dicht nebeneinander liegen, offenbar eine Proliferationszone, von der die queren und longitudinalen Knorpelzellreihen ausstrahlen. Gegen die Diapbysenmitte zu nimmt die Menge der Knorpelgrundsubstanz stark ab und die großen Knorpelhöhlen liegen hier ziemlich dicht beieinander. Fast in der

ganzen Länge der Diaphyse, nur mit Ausnahme deren äußerster Enden, bemerken wir eine Veränderung der an den Knochen angrenzenden Knorpeloberfläche, die an den Diaphysenenden nur eine ganz schmale Schicht betrifft und gegen die Diaphysenmitte immer tiefer greift, bis sie schließlich mit der fortschreitenden Abnahme des Knorpeldurchmessers über dessen ganze Querschnittsfläche sich ausdehnt. Diese Veränderung des Knorpels macht sich namentlich bemerkbar durch eine dunkelblaue Färbung der Grundsubstanz, die sich gegen die hellblaue Farbe des unverändert gebliebenen Knorpels scharf abhebt mit einer ziemlich unregelmäßig verlaufenden zackigen Grenzlinie. Vielfach liegen in der dunkelblau gefärbten Grundsubstanz in ganz ungleichmäßiger Verteilung Haufen und Gruppen von kleinen runden Körnchen oder Schatten solcher, die bald blau, bald rötlich gefärbt sind. Namentlich finden sich diese Körnchen oder Körnchenschatten auch an der Grenzlinie zwischen dem veränderten und unveränderten Knorpel, können auch gelegentlich noch weit in das Gebiet der hellblau gefärbten Knorpelgrundsubstanz sich ausdehnen. An zahlreichen Stellen, sowohl der Querschnitte wie der Längsschnitte durch die proximale Epiphyse, sieht man Bilder, die den Anschein erwecken, daß Knorpel und Knochen nicht nur aufs innigste untereinander zusammenhängen, sondern sogar ohne scharfe Grenze ineinander übergehen, ähnlich wie am Rande der Epiphyse Perichondrium und Knorpel sich ineinander fortsetzen. Es hängt dies zum Teil wohl mit der Schnittrichtung zusammen, die an vielen Stellen die Grenze zwischen Knorpel und Knochen nicht genau senkrecht trifft, zum Teil aber auch mit einer weiteren Eigentümlichkeit der oberflächlichsten Knorpelschichten, die wir wie in anderen Fällen als verkalkt annehmen. Innerhalb der dunkelblau gefärbten Knorpelzone finden sich nämlich Stellen, an denen die Grundsubstanz durch Eosin resp. Boraxkarmin rot oder nur blaßrötlich gefärbt ist. Dies geschieht entweder in einer ganz schmalen oberflächlichen Zone oder auch in einem breiteren Streifen, dessen Färbung an der Oberfläche am intensivsten ist, nach der Tiefe zu allmählich abnimmt und sich gegen den dunkelblauen Knorpel in einer sehr unregelmäßig verlaufenden zackigen Linie mit zahlreichen Vorsprüngen und Einziehungen mehr oder weniger scharf abgrenzt. Die rot gefärbte Grundsubstanz sieht entweder homogen aus oder leicht gekörnt resp. undeutlich faserig, welcher Umstand mit dazu beiträgt, die Grenze zwischen Knorpel und Knochen zu verwischen. Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine Veränderung des Knorpels, die wir bereits früher als Sklerose schilderten. Gelegentlich täuschen künstliche, durch den Schnitt entstandene Spalträume eine scharfe Grenze zwischen der roten und blauen Knorpelzone vor. Diese Grenze ist aber doch keine recht exakte, weil beide Knorpelarten allmählich ineinander übergehen. Im Zentrum der proximalen Epiphyse fällt auf Querschnitten ein großer, fleckig und unregelmäßig gefärbter Knorpelbezirk auf, der bis ziemlich nahe an die Oberfläche heranreichen kann bei wechselndem Umfang und in dessen Bereich fast keine Zellen sichtbar sind. Die wenigen erkennbaren Zellen haben nur ganz blaß gefärbte Kerne. Nach dem Ausfall der Färbung handelt es sich hier nicht um einen Verkalkungspunkt. Möglicherweise rührt die Erscheinung davon her, daß die Fixierungsflüssigkeit nur unvollständig in die Tiefe des dicken Knorpelstückes eingedrungen ist.

Der periostale Knochenmantel, welcher die knorpelige Achse umhüllt, ist außerordentlich mächtig. Der Gesamtdurchmesser des Femur beträgt in der Nähe der Mitte der Diaphyse reichlich 5 mm, so daß die Dicke der periostalen Knochenschicht, die den axialen Knorpel resp. Gefäßkanal umschließt, sich auf etwa 2,5 mm beläuft. Auch in der Gegend der Diaphysenmitte finde ich meist keine scharfe Grenze zwischen Knorpel und Knochen. Die rötlich gefärbte Knorpelzone, die in der Gegend der proximalen Epiphyse den Uebergang zwischen Knochen und Knorpel zu vermitteln scheint, ist hier freilich undeutlich. Ganz vereinzelt ist auch die Grenze zwischen dem dunkelblau gefärbten verkalkten Knorpel und dem roten Knochen eine scharfe, und dann zeigt die innerste Knochenlage eine feine zirkuläre Faserung. Eine selbständige, dünne, zellenlose innerste Knochenschicht mit vorwiegend ringförmig verlaufenden Fibrillen konnte ich aber hier nicht nachweisen wie bei manchen Phanerobranchiaten. Im übrigen stellt die Masse des periostalen Knochens ein dichtes Gewirr von Fasern dar, die in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Die Stärke der Fasern wechselt in weiten Grenzen. Zum großen Teil sind sie ziemlich fein. Stellenweise finden sich aber außerordentlich grobe Fibrillenbündel (vgl. Taf. 2, Fig. 8), gelegentlich auch in den tiefsten Partieen des Knochens, die sich an die Oberfläche des Achsenknorpels anschließen. Hier sind die Bündel auf Querschnitten quer getroffen, sie verlaufen also in der Längsrichtung des Skeletteiles. Weniger stark sind an verschiedenen Stellen radiär einstrahlende Fibrillenzüge. Besonders an den Enden des Knochenrohres ist die grobfaserige Beschaffenheit sehr ausgeprägt, während in den mittleren Teilen, namentlich an der Oberfläche, feinere Faserungen und eine regelmäßigere Anordnung derselben überwiegen (vgl. Taf. 2, Fig. 9). Je dicker der Knochen ist, um so mehr ließ er auf dem Querschnitt eine konzentrische Zeichnung erkennen. Diese tritt besonders bei Untersuchung mit schwachen Vergrößerungen hervor und kommt zustande durch verwaschene, ziemlich schmale, mit Hämalaun dunkel gefärbte Streifen, die der Oberfläche des Querschnittes parallel laufen. Die Abstände der einzelnen konzentrischen Linien voneinander betragen in den mehr feinfaserigen Randpartieen des Knochens nur etwa 20—40 μ, werden aber gegen die Achse des Skeletteiles immer größer. Welche Strukturverhältnisse diese konzentrische Zeichnung bewirken, ließ sich an diesen Präparaten nicht feststellen (vgl. Taf. 2, Fig. 9). Innerhalb des Gewirrs von Knochenfasern liegen sehr zahlreiche Zellen umschlossen von vielgestaltigen Knochenhöhlen. Diese haben eine beträchtliche Größe und erscheinen auf dem Querschnitt meist rundlich oder oval, auf dem Längsschnitt sehr schmal und langgestreckt. In den tieferen Teilen des Knochens und dort, wo der grobfaserige Bau besonders hervortritt, sind die Formen der Knochenhöhlen sehr unregelmäßig (vgl. Taf. 2 Fig. 10). In den oberflächlichen Knochenschichten aber, die sich durch eine mehr feinfaserige Beschaffenheit und dichtere konzentrische Schichtung auszeichnen, erscheinen die Knochenhöhlen auf dem Querschnitt entsprechend den Knochenlamellen abgeplattet und auch etwas in der Fläche gebogen. Hier ist auch ihre Größe geringer (vgl. Taf. 2, Fig. 9). Eine regelmäßige Anordnung der Zellen ist nicht zu bemerken. Stellenweise liegen sie in großer Zahl recht dicht beieinander. Meist geht von der Oberfläche der Knochenhöhlen ein weit verzweigtes Astwerk von

Fortsätzen aus, dessen Anfänge an der Oberfläche der in der Grundform ovalen oder rundlichen Höhle dieser eine sternförmige Gestalt verleihen können. Die Fortsätze der oberflächlichen abgeplatteten Knochenhöhlen sind namentlich am Trockenschliff sehr deutlich zu sehen. Wenn stellenweise in der Tiefe die Ausläufer der Knochenhöhlen nicht hervortreten, so können die rundlich-ovalen Hohlräume den Knorpelhöhlen sehr ähnlich sehen und mit dazu beitragen, die Grenze zwischen Knorpel und Knochen als eine verschwommene erscheinen zu lassen.

Das Periost stellt eine nach außen nicht scharf abgegrenzte, nur etwa 20 μ dicke Schicht von dichtem Bindegewebe mit gröberen und feineren Fasern dar. Zellen sind reichlich darin vorhanden, erkenntlich an ziemlich langgestreckten ovalen Kernen. Periost und Knochenoberfläche hängen auf das innigste miteinander zusammen durch Fasern, die beide Teile miteinander verbinden, wie wir dies schon bei anderen Formen gesehen haben (vgl. Taf. 2, Fig. 9). Typische Osteoblastenreihen waren nirgends zu sehen. In der Gegend der sogenannten Ossifikationsgrube setzen sich die Bindegewebsfasern der tiefsten Periostschicht direkt mit der Grundsubstanz des Epiphysenknorpels in Verbindung und die Grenze zwischen Knorpel und Bindegewebe ist hier auch insofern keine scharfe, als zwischen den sehr dichten, derben Bindegewebsfasern des an dieser Stelle sehr dicken Periostes, resp. Perichondrium hier und da Gruppen und Reihen von Zellen liegen, die durchaus wie Knorpelzellen aussehen. Von einer Beteiligung dieser Zellen an der Bildung des Periostknochens konnte ich mich nicht überzeugen.

So weit ist der Aufbau des Femur einfach und aus den bereits bekannten Verhältnissen bei Phanerobranchiaten leicht verständlich. Die Bilder der Quer- und Längsschnittserien werden aber erheblich kompliziert durch das Verhalten der Gefäßkanäle. Solche finden sich in großer Zahl. Ihre äußeren Mündungen sind über die ganze Oberfläche der Femurdiaphyse verteilt, und zwar anscheinend derart, daß sie in der Gegend der Diaphysenenden zahlreicher als in den mittleren Partieen der Diaphyse sind. Das offenbar etwas komplizierte Relief des proximalen Diaphysenendes wird aus der Kombination der nicht ganz vollständigen Quer- und Längsschnittserie nicht völlig verständlich, so daß die Anordnung der Gefäßkanäle in dieser Gegend nicht ausreichend übersehen werden kann. Die Gefäßkanäle durchsetzen in schräger oder radiärer Richtung den grobfaserigen Knochenmantel der Diaphyse mehr oder weniger vollständig und dringen auch in den Achsenknorpel ein. In den mittleren Teilen der Diaphyse sind sie länger und ansehnlicher als an den Enden, verästeln sich und stehen auch untereinander durch Anastomosen vielfach in Zusammenhang. Den Inhalt der Kanäle bildet ein lockeres, feinfaseriges, nicht sehr zellreiches, indifferent erscheinendes Bindegewebe in Begleitung von Gefäßschlingen. Riesenzellen glaubte ich öfters zu sehen, doch erlaubt der histologische Erhaltungszustand des Präparates keinen sicheren Entscheid. Die kleinsten Gefäßkanäle an den Enden der Diaphyse bilden nur ganz kleine Grübchen oder kurze, schmale Rinnen, die durch die Dicke der Knochenschale nicht hindurchtreten. Größere Gefäßkanäle gelangen durch den Knochen hindurch in die oberflächlichen Knorpelschichten, und bei stärkster Ausbildung verbreiten sie sich weit innerhalb des Knorpels, resp. in dem mittleren Stück der

Diaphyse, wo der Knorpel nur einen ganz schmalen Stab darstellt, vornehmlich innerhalb der dicken periostalen Knochenhülle. Der zentrale Knorpel ist in der Gegend der Diaphysenmitte sehr unbedeutend und wird sogar auf eine kurze Strecke völlig durch einen Gefäßkanal ersetzt, welcher hier eine in fast gerader Richtung, also annähernd radiär durch die Knochenschale hindurchtretende Kommunikation mit der äußeren Umgebung besitzt. Soweit die Gefäßkanäle innerhalb des Knorpels sich verbreiten, bemerkt man eine Veränderung der angrenzenden Knorpelgrundsubstanz. Es kehren hier dieselben Verhältnisse wieder, wie an der vom periostalen Knochen überlagerten Oberfläche des Knorpels bereits beschrieben wurde. In direktem Anschluß an die Gefäßkanäle färbt sich die Knorpelgrundsubstanz in etwas fleckiger unregelmäßiger Weise rot. Diese rote, manchmal ganz ansehnlich breite Knorpelzone grenzt sich durch eine ganz unregelmäßige zackige Linie ab gegen eine weitere, dunkelblau gefärbte Knorpelzone, die wieder mehr oder weniger scharf gegen den unveränderten hellblauen hyalinen Knorpel sich absetzt. Sowohl in dem roten wie in dem dunkelblauen Knorpelbezirk finden sich in unregelmäßiger Verteilung rötlich oder bläulich gefärbte Körnchen in dichten Haufen. Die Grenze zwischen der roten und blauen Zone ist oft eine verwaschene, oft aber auch eine ganz scharf gezeichnete und wird gelegentlich noch dadurch hervorgehoben, daß zwischen beiden Zonen ein kleiner künstlicher Spaltraum auftritt. Die durch Rotfärbung sich kundgebende weitere Veränderung des verkalkten Knorpels bezeichnen wir wie in anderen bereits geschilderten Fällen als Sklerose, ohne hier näher auf das eigentliche Wesen dieser Erscheinung einzugehen. Die Wand der Gefäßkanäle wird zum großen Teil von einer Knochenschicht gebildet, die sich meist scharf von dem periostalen Knochen und ebenso von dem Knorpel abhebt durch ihren bläulichen Farbton, ihre Lichtbrechung und ihre Struktur. Diese Schicht von Markknochen fehlt stets in dem die äußersten Schichten des periostalen Knochens durchsetzenden Teil des Gefäßkanals, also nahe dessen äußerer Mündung. Sie tritt erst im Verlauf des Gefäßkanals durch die tieferen Lagen des periostalen Knochens auf, entwickelt sich dann namentlich ansehnlich innerhalb des Knorpels und verschwindet endlich vielfach wieder gegen das blinde Ende des Gefäßkanals, von dem wahrscheinlich dessen weiteres Wachstum ausgeht. In welcher Weise dies geschieht, läßt sich nicht ergründen. Hier allein steht das gefäßführende Bindegewebe in direktem Kontakt mit dem veränderten, offenbar verkalkten resp. sklerosierten Knorpel. Zugrunde gehende Knorpelzellen habe ich nicht gesehen, das Vorkommen von Riesenzellen ist nicht sicher erwiesen. Die Knochensubstanz der Gefäßkanäle hat im Vergleich mit der periostalen ein homogenes oder sehr feinfaseriges Gefüge (vgl. Taf. 2, Fig. 10, Taf. 3, Fig. 11). Sie zeigt eine konzentrische Anordnung von dunkleren Linien, die sehr dicht aufeinander folgen, auch sehr schmal sind, so daß sie durchaus von der konzentrischen Zeichnung des grobfaserigen Knochens sich unterscheiden. Auch relativ dicke Schichten dieser feinfaserigen Knochensubstanz — wir beobachteten solche bis zu 150 μ Dicke — enthalten nur ganz wenige Zellen. Diese sind meist ziemlich klein, entsprechend der konzentrischen Streifung abgeplattet und anscheinend nicht so stark verästelt wie die Zellen der grobfaserigen Knochensubstanz. Das gilt aber wohl nicht

für alle Elemente, und gelegentlich ist es nicht zu unterscheiden, ob sie der einen oder anderen Knochenart zugehören möchten. Die Zellen haben also jedenfalls in der Hauptmasse charakteristische Unterschiede, die aber nicht an jedem Zellindividuum im Schnittpräparat genau zu erkennen sind. Vereinzelt beobachtet man in den künstlichen feinen Spalträumen zwischen den beiden Arten von Knochensubstanzen isolierte Zellen, deren Zugehörigkeit sich nicht feststellen läßt. Bisweilen kann es sehr schwierig oder ganz unmöglich sein, den feinfaserigen Gefäßkanalknochen und den grobfaserigen Periostknochen scharf gegeneinander abzugrenzen; an solchen Stellen nämlich, wo die Grenze zwischen beiden im Schnitt sehr flach getroffen ist und wo außerdem die Fasern des Periostknochens fein und in regelmäßiger Weise konzentrisch angeordnet sind. Die rotgefärbte Grundsubstanz der sklerosierten Knorpelschicht und die feinfaserige Knochensubstanz sind häufig nicht scharf voneinander zu unterscheiden, so daß man daran denken könnte, der Knochen sei aus einer Umwandlung von Knorpel hervorgegangen. Dies wird aber hinfällig durch andere Stellen, an denen eine deutliche, durch einen Spalt noch besonders betonte Grenze zwischen Knorpel und feinfaserigem Knochen besteht. Typische Osteoblastenreihen scheinen bei der Bildung dieses Knochens nicht aufzutreten. Ich sah nur vielfach an der inneren Wand der Gefäßkanäle eine Auskleidung von ganz flachen spindelförmigen Zellen mit ovalen Kernen (vgl. Taf. 2, Fig. 10). Die Größenverhältnisse der Gefäßkanäle wechseln sehr. Der Durchmesser der größeren Kanäle beträgt bis zu 375 μ, hält sich aber meist um 200 μ, während die äußere Mündung gewöhnlich noch enger ist. Die lichte Weite des Gefäßkanals in der Diaphysenmitte hat einen Durchmesser von 100 μ, und ebensoviel beträgt die Dicke des ihn auskleidenden feinfaserigen Knochens, so daß also der Durchmesser des ganzen Achsenteiles sich auf etwa 300 μ beläuft. Interessant zu beachten sind die Beziehungen der äußeren Mündung und des ersten Abschnittes der Gefäßkanäle zu der, namentlich an der Oberfläche ausgeprägten, konzentrischen Streifung des periostalen Knochens innerhalb der mittleren Partie der Diaphyse. Gelegentlich sieht man, daß die Schichtenfolge des Knochens durch die hindurchtretenden Kanäle in keiner Weise gestört wird. Dieser Befund ist so zu deuten, daß die Kanäle erst sich gebildet haben, nachdem bereits die Knochenschichten sich abgelagert hatten. In vielen anderen Fällen aber sieht man, daß die konzentrische Schichtung der oberflächlichen Knochenschichten durch das Mündungsstück des Gefäßkanals beeinflußt wird und diesem entsprechend eine trichterförmige Einziehung erkennen läßt. Dann muß angenommen werden, daß das weitere Dickenwachstum des Knochens die äußeren konzentrischen Lagen gebildet hat, nachdem der Gefäßkanal bereits angelegt war, so daß die neu entstehenden Knochenmassen sich um die vorhandene Mündung herum nach außen auftürmten.

Einige mit dem Rasiermesser geführte Schnitte durch den Tarsus zeigen, daß dessen Elemente offenbar ganz massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel sich aufbauen.

Außerordentlich mannigfaltige Zustände lehren die Längs- und Querschnitte durch Metatarsus und Phalangen kennen. Wir beginnen mit der Schilderung des 12 mm langen Metatarsale III. Dieses ist viel einfacher als das Femur gebaut. Es zeigt in seiner ganzen

Achse einen Knorpelstab, welcher in seinen mittleren Teilen von einer Knochenschale umschlossen wird. Gefäßkanäle sind nur in ganz geringem Umfang ausgebildet[1]).

Der Knorpelstab hat in der Gegend der Diaphysenmitte einen geringsten Durchmesser von 0,05 mm und schwillt nach den beiden Epiphysen hin bis zu einer Dicke von 2,25 mm an. Innerhalb der Epiphysen zeigt der Knorpel hyaline Beschaffenheit. Es bestehen hier sehr ausgeprägte Pseudofaserungen, die teils quer, größtenteils aber longitudinal verlaufen. Eine starke dunkelblaue Färbung der knorpeligen Achse, wenigstens an der Oberfläche, zum Teil auch auf dem ganzen Querschnitt, in der vollen Länge der Diaphyse deutet auf Verkalkung. Bezüglich der Anordnung der Knorpelzellen finden sich auch hier die bekannten Verhältnisse. An den seitlichen Rändern der distalen Epiphyse besteht keine scharfe Grenze zwischen hyalinem Knorpel und angrenzendem Bindegewebe. Faserungen des Bindegewebes gehen direkt in die Knorpelgrundsubstanz über. Distalwärts schließt sich an den distalen Epiphysenknorpel eine Schicht von eigenartigem, derben, faserknorpeligen Gewebe, welche das Gelenk zu ersetzen scheint. Eine freie Gelenkfläche konnte ich nicht beobachten. Wie die Dinge an der proximalen Epiphyse liegen, war nicht zu entscheiden, da diese nicht ganz vollständig ist.

Der Knochenmantel besteht aus grobfaseriger Knochensubstanz. Er hat etwa an der Diaphysenmitte eine größte Dicke von 0,35 mm und wird von da nach beiden Enden hin immer dünner. Diese ganz massive Knochenmasse zeigt auf dem Längsschnitt einige nicht scharfe Längslinien, welche Schichten zu begrenzen scheinen und den konzentrischen Ringen des Querschnittes entsprechen. Die Knochenzellen sind fast überall lang und schmal, vielfach mit kleinen Zacken, den Anfängen ihrer Verästelungen, ausgestattet. Die Fasern scheinen in den tieferen Knochenschichten hauptsächlich longitudinal zu verlaufen, während in den oberflächlichen Lagen vereinzelte derbe Faserquerschnitte zirkuläre Fibrillenbündel erkennen lassen. Im ganzen ist die grobfaserige Beschaffenheit der Knochensubstanz nicht so deutlich wahrnehmbar wie an manchen Stellen des Femurquerschnittes. Das Periost verhält sich ebenso wie am Oberschenkelknochen.

Fig. 5. Cryptobranchus japonicus Metatarsale III. Längsschnitt, Schema aus 4 Schnitten kombiniert. Vergr. 10:1.

Die Gefäßkanäle beschränken sich hier auf eine kleine Stelle am distalen Ende der Diaphyse. Hier ist der zentrale Knorpelkern in geringer Ausdehnung eingeschmolzen und durch einen unregelmäßig gestalteten Hohlraum ersetzt, der etwas geschrumpftes fein-

1) Die Angaben über proximal und distal sind hier nicht absolut zuverlässig, da ein Irrtum beim Einbetten nicht ausgeschlossen erscheint.

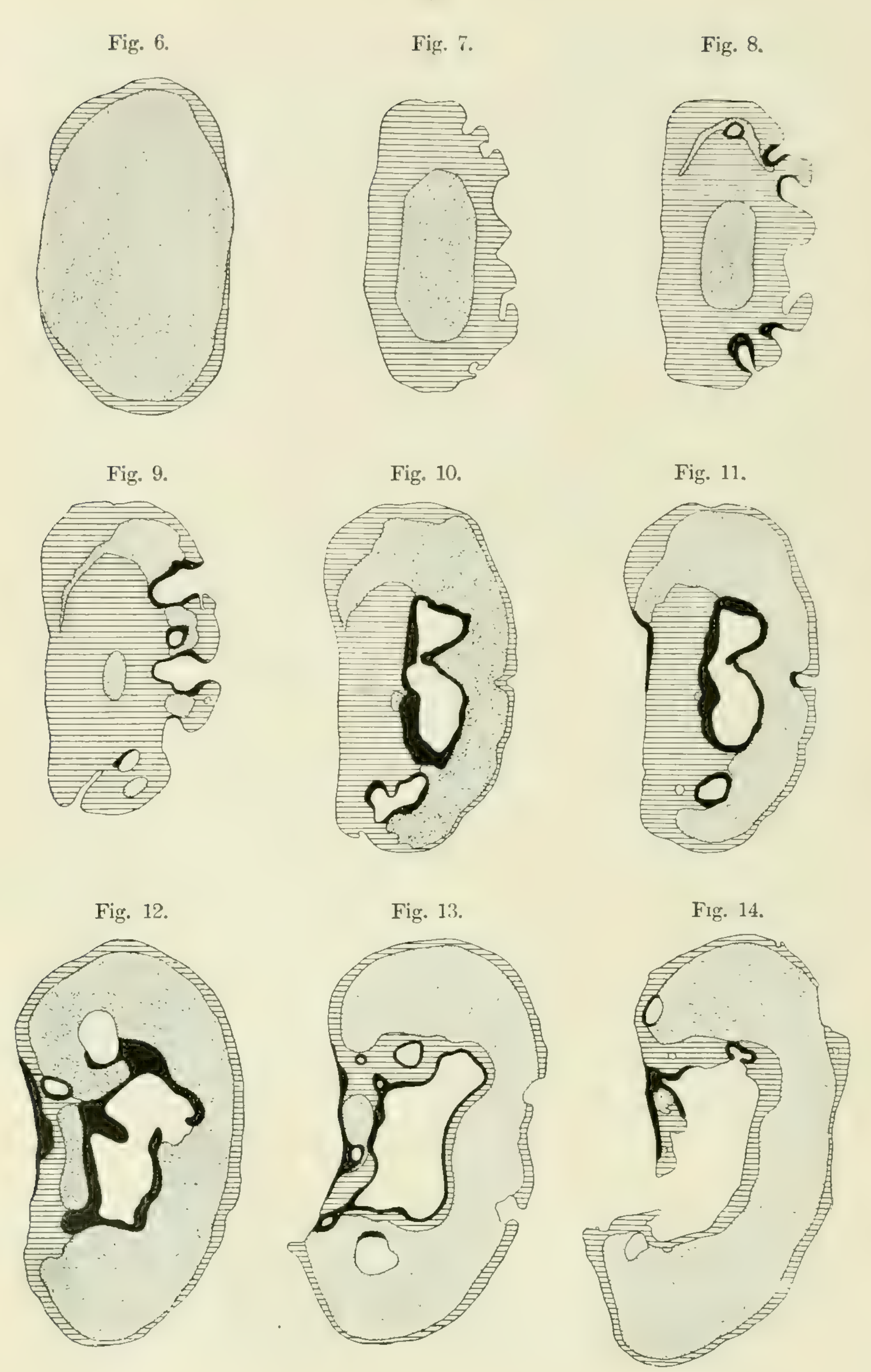
faseriges Bindegewebe, anscheinend auch Gefäßschlingen enthält. Dieser Hohlraum steht durch einen kurzen Kanal, der in schräger Richtung, von distal nach proximal, die Knochenschale durchsetzt, mit dem das Metatarsale umschließenden Bindegewebe in Zusammenhang. Auf eine kurze Strecke ist die Wand des Gefäßkanales und des Hohlraumes mit einem dünnen Belag von feinfaseriger Knochensubstanz versehen. Dieser grenzt zum Teil an den grobfaserigen periostalen Knochen, zum Teil an den Knorpel. Letzterer ist in einer schmalen Zone um den zentralen Hohlraum herum durch eine blasse rötliche Färbung ausgezeichnet. In der Peripherie dieser Zone erkennt man Haufen von Körnern, die sich dunkler färben und den allmählichen Uebergang zu dem dunkelblau gefärbten Knorpel der Diaphysenachse bilden. Es liegt also auch hier Sklerose des vorher verkalkten Knorpels vor. Der feinfaserige Knochenbelag erreicht eine Dicke bis zu 0,05 mm.

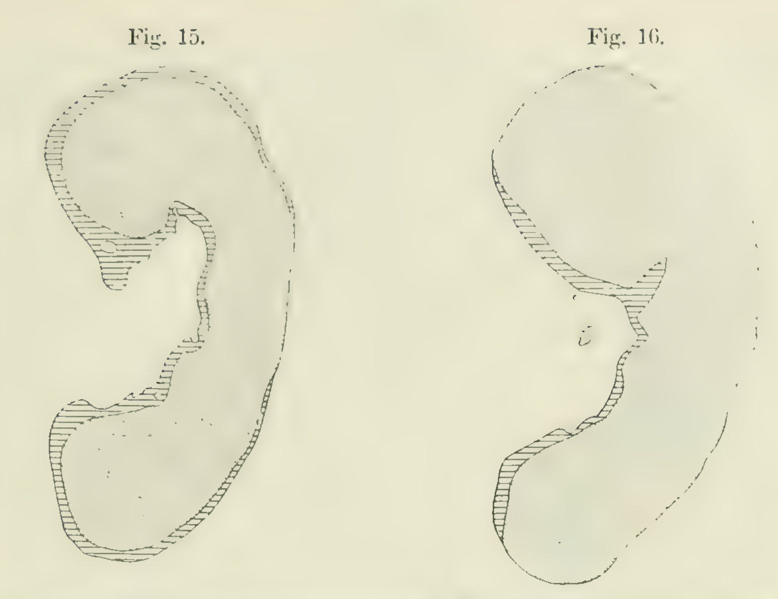
Ganz ähnlich verhalten sich offenbar Metatarsale IV und Grundphalanx IV. Auch hier dringt ein einfacher Gefäßkanal durch die grobfaserige Knochenrinde in den axialen Knorpel ein und verbreitet sich in diesem bis gegen die Diaphysenmitte. Die Lage seiner äußeren Mündung läßt sich an den unvollständigen Schnitten nicht feststellen. An den Wandungen des Gefäßkanals wird eine dünne Schicht von feinfaseriger Knochensubstanz abgelagert.

Noch einfacher ist der Bau der Mittelphalanx IV und der beiden Endphalangen III und IV, insofern bei diesen allen der axiale Knorpelstab vollständig erhalten geblieben ist. Letzterer hat in den Endphalangen die Gestalt eines Kegels, der bis auf die proximale Epiphyse von Knochen umhüllt ist. Von Gefäßkanälen finden sich nur Andeutungen als kleine Vertiefungen resp. Röhrchen von ganz geringem Durchmesser, die an mehreren Stellen in die oberflächlichsten Knochenschichten eindringen und hier blind endigen, ohne den zentralen Knorpel zu erreichen. Am ansehnlichsten sind die beiden Gefäßkanälchen in der distalen Hälfte der Endphalanx III. Sie zeigen hier stellenweise in der Tiefe einen deutlichen Wandbelag von feinfaserigem Knochen. Die grobfaserige Knochensubstanz ist an manchen Stellen durch besonders derbe Fasern ausgezeichnet, und zwar gilt dies namentlich für die innersten und mittleren Knochenschichten, während an der Oberfläche feinere Fasern überwiegen. Eine konzentrische Schichtung ist nur schwach in den oberflächlichen Knochenpartieen zu erkennen. Vielfach ist die Grenze zwischen Knorpel und grobfaserigem Knochen nicht deutlich sichtbar. Stellenweise scheint aber auch eine vom Knorpel ganz getrennte selbständige zirkuläre innerste Knochenschicht vorhanden zu sein. Das Periost ist ein ziemlich dichtes zellreiches Bindegewebe, das mit der Knochenoberfläche aufs innigste zusammenhängt und auch nach außen gegen das umgebende Bindegewebe der Subcutis und Lederhaut sich nicht abgrenzen läßt.

Sehr komplizierte und nur schwer verständliche Zustände liegen in der Grund- und Mittelphalanx des dritten Strahles vor. Die Querschnittserie der Mittelphalanx ist annähernd vollständig vorhanden. Deshalb soll von dieser ausgegangen und eine Schilderung an der Hand einer Reihe etwas schematischer Querschnittsbilder versucht werden. Erst danach wird es möglich sein, sich ein plastisches Bild von dem Bau dieses Skeletteiles zu machen.

Wir gehen vom distalen Ende der Mittelphalanx aus. Zwischen diesem und der Basis der Endphalanx findet sich keine Gelenkhöhle, sondern die beiden Fingerglieder hängen durch eine Art von faserknorpeligem Gewebe zusammen, das an den Rändern ohne scharfe Grenze in Bindegewebe sich fortsetzt. Die distale Epiphyse der Mittelphalanx ist dorsoventral abgeplattet. Sie besteht aus hyalinem Knorpel und erscheint auf dem Querschnitt als ein ovales Feld mit einem langen Durchmesser von reichlich 3 mm. An der Oberfläche grenzt sich der Knorpel wieder schärfer gegen das umgebende Bindegewebe ab. Das Perichondrium erscheint als eine mäßig dicke Lage von dichtem Bindegewebe mit derben Fasern und zahlreichen Kernen. An einem großen Teil der Zirkumferenz findet sich ein allmählicher Uebergang vom Perichondrium in das benachbarte Gewebe, hier und da ist auch die Abgrenzung eine schärfere. Verfolgen wir die Querschnittserie weiter gegen die Diaphyse zu in proximaler Richtung, so läßt sich konstatieren, daß die rein aus hyalinem Knorpel bestehende Epiphyse keine große Länge besitzt. Sie erstreckt sich durch etwa 25 Schnitte à 30 μ, ist also ca. 0,75 mm hoch. Allmählich breitet sich an der Oberfläche des Knorpels, dessen Umfang langsam sich vermindert, eine anfangs dünne, später dicker werdende Zone aus, die sich mit Hämatoxylin dunkel färbt, anscheinend verkalkt ist. Ferner tritt zwischen Perichondrium und Knorpel Knochensubstanz auf, und zwar solche mit recht groben Fasern. Zuerst erscheint der Knochen an den beiden Enden des ovalen Querschnittes, läßt also die dorsale und ventrale Fläche frei (Textfig. 6). Indem er an der Stelle seines ersten Auftretens sich verdickt, schiebt er sich mit seinen Enden immer weiter gegen die Mittellinie vor. Zuerst verschmelzen die beiderseitigen Knochenlamellen auf der Dorsalfläche der Mittelphalanx. An der Ventralfläche besteht durch eine Reihe von Schnitten zwischen den beiderseitigen Knochenenden ein Knorpelstreif, der sich rötlich färbt und nicht dunkelblau wie die Umgebung. Er geht ohne scharfe Grenze in das Perichondrium und ebenso in die beiderseitigen Knochenenden über. Die dicken Schnitte erlauben keine nähere histologische Analyse der hier vorliegenden Verhältnisse. Der rötliche Knorpelstreif wird immer schmäler, und nach seinem Verschwinden schließt sich der Ring grobfaseriger Knochensubstanz um den zentralen Bezirk von nunmehr gänzlich verkalktem Knorpel. Die Knochenfasern sind in der ganzen Zirkumferenz sehr derb. Sie bilden ein unregelmäßiges Geflecht, in welches große, stark verästelte Knochenhöhlen ohne regelmäßige Anordnung eingelagert sind. Eine lamelläre Schichtung fehlt. Knorpel und Knochen hängen eng zusammen, doch die Grenze zwischen beiden ist meist eine scharfe, während Knochen und Periost ineinander übergehen. Letzteres besteht aus sehr derben, dicht gelagerten Bindegewebsfasern, zwischen denen ziemlich zahlreiche Kerne liegen. Typische, als Osteoblasten zu bezeichnende Zellen habe ich nicht beobachtet. Die Dicke der Beinhaut ist gering, ihre Abgrenzung nach außen undeutlich. Am Beginn der Diaphyse ist die Oberfläche ziemlich glatt und die Dicke des Knochenmantels eine im ganzen gleichmäßige. Dies Verhalten ändert sich dadurch, daß an der Knochenoberfläche, und zwar zunächst an der Dorsalfläche des Skeletteiles, flache Vertiefungen auftreten. Diese erstrecken sich durch eine größere Anzahl von Querschnitten, stellen also Rinnen dar. Die meisten von ihnen sind


Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.



Figg. 6—16. Cryptobranchus japonicus, Mittelphalanx, eine Reihe von Querschnitten aus einer Serie. Schema. Vergr. 16 : 1.

flach und breit, dazwischen erscheinen auch einige enge und verhältnismäßig tief in den Knochen eingesenkte (Textfig. 7). Die grobfaserige Knochensubstanz hat inzwischen eine nicht scharf ausgeprägte Schichtung erhalten, welche sich in den tieferen Partieen durch eine Reihe dunkler Linien kundgibt, die konzentrisch zu der Knorpeloberfläche verlaufen. Diese Linien fehlen in den oberflächlichen Teilen des Knochens, in denen die Rinnen gelagert sind. Man erkennt aber hier schwache Spuren von Schichtungslinien, welche an die gekrümmten Grenzen der Rinnen sich anpassen. Dieser Befund begründet zugleich mit dem Fehlen von Osteoklasten die Annahme, daß die oberflächlichen Rinnen des Knochens nicht durch Resorption, sondern durch ungleichmäßiges Dickenwachstum entstanden sind. Innerhalb jeder Rinne liegt ein Gefäß, umhüllt von lockerem Bindegewebe, während die Rinne nach außen hin einen Abschluß findet durch einen dünnen Streifen von derbem Bindegewebe, der, mit den benachbarten zusammenhängend, den Knochen rings umschließt, abgesehen von zwei Unterbrechungen, an denen die Fasern der Sehnenscheide für die Beugesehnen in den Knochen einstrahlen. Diese derbe Ringsschicht stellt, wenn nicht das ganze, so doch jedenfalls den Hauptteil des Periostes dar, an dessen Innenfläche auch noch hier und da eine dünne Lage von mehr feinfaserigem Bindegewebe zu sehen ist. Osteoblasten als größere protoplasmareiche Zellen fehlen durchaus, ebenso eine Abgrenzung des Periostes nach außen hin. Fernere Querschnitte zeigen, daß die Ränder zuerst der engen, dann auch der weiteren Rinnen sich untereinander vereinigen, so daß geschlossene Gefäßkanäle von verschiedenem Durchmesser entstehen, die in der Richtung gegen die Diaphysenmitte in die oberflächlichen Knochenschichten sich einsenken. Gleichzeitig beginnt die Ablagerung dünner Schichten von feinfaseriger Knochensubstanz auf die Wandungen

der weiteren Gefäßkanäle. Sie unterbleibt in den engeren Kanälen, die meist nach sehr kurzem Verlauf blind endigen, oder auch, wie der Verfolg der Serie ergibt, eine neue Verbindung mit der Oberfläche erhalten. Die Grenze zwischen grobfaserigem und feinfaserigem Knochen ist meist eine scharfe, wenn auch gelegentlich unklare Stellen vorkommen, wie bereits früher erwähnt wurde, weshalb gelegentlich in den beigefügten Figuren Schematisierungen notwendig waren. Während der zentrale Knorpel immer mehr an Umfang abnimmt und entsprechend der Durchmesser des periostalen grobfaserigen Knochens sich vergrößert, erscheint im Innern des letzteren ein zuerst schmaler Streifen von verkalktem Hyalinknorpel, der dann rasch nach verschiedenen Richtungen sich verbreitet. Die oberflächlichen Rinnen werden mannigfaltiger, weiter und tiefer, die Ablagerungen feinfaseriger Knochensubstanz dicker (Textfig. 8). Die folgende Textfig. 9 zeigt, wie der neu aufgetretene Knorpelbezirk innerhalb des grobfaserigen Knochens, größtenteils entsprechend der Dorsalfläche der Mittelphalanx, eine Art Halbring bildet, dessen Breite an verschiedenen Stellen wechselt. Der Halbring erscheint in verschiedene Segmente zerlegt durch die Enden der weiten Gefäßkanäle, die ihn mehrfach durchsetzen. Das lockere Bindegewebe, das in Begleitung der Gefäße die Kanäle erfüllt, hebt sich scharf ab gegen die dichte Bindegewebslage, die, wie früher erwähnt, im Zusammenhang mit dem Periost den äußeren Abschluß der Kanalmündungen bildet, soweit nicht Gefäße hindurchtreten. In der Gegend der Diaphysenmitte verschwinden die äußeren Mündungen der Gefäßkanäle, und wir sehen auf den Querschnitten nur noch ihre recht weiten Endstücke, die unter Verzweigungen und Anastomosenbildungen in den zentralen Teilen des Skelettstückes buchtige Hohlräume bilden. Die feinfaserige Knochensubstanz, welche diese Hohlräume auskleidet, bildet nicht eine durchaus einheitliche kontinuierliche Schicht, sondern wird durch scharfe Grenzlinien in einzelne Abschnitte zerlegt. Dieser Befund zeigt, daß stellenweise Resorptionen stattgefunden haben und die dabei entstehenden Lücken durch nachträgliche Abscheidungen von feinfaseriger Knochensubstanz mehr oder weniger ausgefüllt wurden. Diese Resorptionsprozesse spielen jedenfalls eine Rolle bei der Anastomosenbildung der Gefäßkanalenden (Textfig. 10). Der Knorpelhalbring innerhalb der grobfaserigen Knochenmasse erscheint hier einheitlich, da er nicht von Gefäßkanälen durchsetzt wird. Er ist sehr dick und nach außen nur noch von einer dünnen Schicht grobfaseriger Knochensubstanz bedeckt. Der sehr zellreiche Knorpel ist meist dunkelblau gefärbt, also wohl verkalkt. Vielfach enthält er Flecken und Streifen, die sich rot oder rötlich färben und gelegentlich auch eine undeutliche faserige Struktur aufweisen, so daß es aussehen kann, als ob die beiden Schichten grobfaserigen Knochens durch den von ihnen umfaßten Knorpel hindurch mit feinen radiären Faserungen untereinander in Verbindung ständen. Offenbar handelt es sich auch hier um jene Veränderung des verkalkten Knorpels, die wir an anderen Stellen in Zusammenhang mit der Ausbildung von Gefäßkanälen beobachteten und als Knorpelsklerose bezeichneten. Die Textfig. 11 entspricht ziemlich genau der Mitte der Diaphyse, deren Gesamtlänge sich aus den Querschnitten auf 7,20 mm berechnet, während auf die proximale Epiphyse 0,55 mm, auf die distale 0,75 mm entfallen. Das Querschnittsbild hat sich im Vergleich mit dem vorhergehenden nicht sehr wesentlich geändert. Der Achsenknorpel ist nur

noch in einem ganz geringen Rest erhalten, und dieser zeigt, wie übrigens auch schon in der vorangehenden Figur, nicht mehr seine rundlichen Konturen, sondern er erscheint wie angenagt durch Resorption und die entstandene Lücke wurde ausgefüllt durch feinfaserige Knochensubstanz. Für den Ablauf eines ausgedehnten Resorptionsprozesses spricht auch das Verhalten der schwachen Schichtung der grobfaserigen Knochensubstanz. Diese ist ganz wohl erhalten in der ventralen Hälfte des Skeletteiles, konzentrisch zu dem Achsenknorpel und endet mit einer unregelmäßigen wie abgebrochen aussehenden Grenzlinie gegen die feinfaserige Knochensubstanz der Gefäßkanäle und den an der Dorsalfläche der Phalanx aufgetretenen Knorpel. Hier erscheint zum erstenmal ein von der Unterseite her eindringender Gefäßkanal. Auch auf der Dorsalseite findet sich ein solcher, der ziemlich direkt in radiärer Richtung auf den buchtigen zentralen Hohlraum zustrebt und in diesen mündet. Wir treten nun in die proximale Hälfte der Mittelphalange ein. Die Größe des Querschnittes nimmt im ganzen zu. Daran ist beteiligt der Achsenknorpel, der zentrale Hohlraum und namentlich der periphere Knorpel. Dagegen nimmt der grobfaserige periostale Knochen fortwährend an Menge ab, und namentlich nähert sich der Achsenknorpel immer mehr der ventralen Oberfläche. Die Zahl der isolierten Gefäßkanalhohlräume ist hier gering, und Gefäßkanalmündungen fehlen auf eine längere Strecke (Textfig. 12). Sie erscheinen zuerst an der Ventralfläche des Skeletteiles in immer zunehmender Anzahl, und mit ihnen in Zusammenhang breiten sich Schichten von feinfaserigem lamellösen Knochengewebe an der Ventralfläche der Phalanx aus. Diese feinfaserigen Knochenmassen sind nicht einheitlich, sondern durch Resorptionslinien in selbständige Territorien getrennt, woraus auf mannigfache hier abgelaufene Umwandlungen geschlossen werden muß. An nicht ganz vereinzelten Stellen erheben sich auch Zweifel, ob es sich um grobfaserige oder feinfaserige Knochensubstanz handelt. Innerhalb desselben Territoriums, das durch eine einheitliche Resorptionslinie begrenzt ist, finden wir stellenweise ganz charakteristischen feinfaserigen Knochen und an anderen Stellen ganz grobe Fasern im Querschnitt. Da es sich meist um dünne Schichten handelt, können die Zellen und die lamelläre Schichtung den Ausschlag nicht geben. Wir können aber nicht annehmen, daß hier grobfaseriger und feinfaseriger Knochen kontinuierlich ineinander übergehen. Wahrscheinlicher ist es, daß zwischen den im allgemeinen feinen Fibrillen des feinfaserigen Knochens auch gelegentlich gröbere Bindegewebsbündel vorkommen. Der grobfaserige Knochen an der Ventralfläche des Achsenknorpels schwindet nun ganz. Letzterer wird nach dieser Seite hin nur noch von einer ganz dünnen Schicht feinfaserigen Knochengewebes überzogen und dann von einem Gefäßkanal durchsetzt (Textfig. 13). Anfänge von Gefäßkanälen auf der Dorsalseite, in denen Andeutungen von Riesenzellen beobachtet wurden, gewinnen keine nennenswerte Ausbreitung, sondern wirken nur mit bei der Abnahme der äußeren Umhüllung des Skeletteiles mit grobfaserigem Knochen. Die Verdünnung dieser Knochenschale schreitet weiterhin rasch fort bis zum völligen Verschwinden. Der durch den durchtretenden Gefäßkanal zerlegte Achsenknorpel nimmt immer mehr an Umfang ab und endet mit zwei ungleichen Spitzen. Mit der Annäherung an das proximale Ende der Diaphyse verdünnt sich die Auskleidung des zentralen Hohlraumes und der in ihn einmündenden Gefäßkanäle mit

feinfaseriger Knochensubstanz und geht dann ganz verloren (Textfig. 14). Die Gefäßkanäle an der Ventralfläche des Skeletteiles nehmen an Breite zu, an Länge ab, und endlich öffnet sich der zentrale Hohlraum breit auf der Ventralfläche, um als ansehnliche tiefe und breite Rinne sich auch noch jenseits der Diaphyse auf die knorpelige Epiphyse fortzusetzen (Textfig. 15, 16). Den Inhalt der Rinne bildet ein vorwiegend feinfaseriges, lockeres Bindegewebe mit zahlreichen Gefäßen. Nach außen ist die Rinne meist vollständig abgeschlossen durch einen schmalen Streifen von sehr dichtem, derbem Bindegewebe, das beiderseits mit dem Periost zusammenhängt. Im Bereich der Epiphyse wird diese Abgrenzung undeutlich und verschwindet. Besonders bemerkenswert sind einige ganz kleine, unregelmäßig geformte Stückchen von hyalinem, verkalktem Knorpel, die innerhalb der Rinne liegen und nur durch wenige Serienschnitte hindurch sich verfolgen lassen. Der Querschnitt durch die aus hyalinem, nicht verkalktem Knorpel bestehende Epiphyse hat nierenförmige Gestalt. Der hyaline Charakter des Knorpels geht allmählich verloren und zwar zuerst an den Rändern. Hier treten Faserungen innerhalb der Knorpelgrundsubstanz auf, wodurch die Grenze gegen das Perichondrium ganz undeutlich wird. Diese Faserungen sind durch ihr Aussehen und Anordnung durchaus verschieden von den vielfach beobachteten Pseudofaserungen. Sie verlaufen in den verschiedensten Richtungen und nehmen derart an Zahl und Umfang zu, daß der ganze Epiphysenquerschnitt aus Faserknorpel zu bestehen scheint. Ein Gelenkspalt und eine scharfe Grenze gegen die distale Epiphyse der Grundphalanx fehlt.

Aus der eben geschilderten Querschnittserie erhalten wir kein klares Bild von dem Grundplan des Aufbaues der recht komplizierten Mittelphalanx aus dem dritten Strahl des Fußes eines erwachsenen Cryptobranchus. Volle Aufklärung können wir nur von der Kenntnis der Entwicklung dieser Zustände aus einfacheren Verhältnissen erwarten. Leider stehen uns aber keine Jugendzustände zur Verfügung. So müssen wir versuchen, durch Vergleichung mit anderen Knochen desselben Tieres und verwandter Formen ein gewisses Verständnis zu erzielen. Wir können uns damit für den Zweck der vorliegenden Untersuchung um so eher begnügen, als hier im dritten Strahl offenbar ganz einseitige Anpassungserscheinungen vorliegen, die von den viel einfacheren Einrichtungen des benachbarten vierten Strahles beträchtlich abweichen. Vor allem konstatieren wir, daß eine knorpelige Grundlage überall kenntlich ist. Diese zieht aber nicht kontinuierlich durch den ganzen Skeletteil hindurch, sondern besteht aus zwei völlig getrennten Teilen, die auf einer großen Zahl von Querschnitten nebeneinander, getrennt durch einen weiten Hohlraum oder eine mehr oder weniger ansehnliche Schicht von grobfaserigem Knochen, zu sehen sind. Der eine Knorpelteil gehört namentlich der proximalen, der andere der distalen Epiphyse an, und in den mittleren Partieen der Diaphyse ziehen beide aneinander vorbei, ohne sich zu berühren. Der Knorpelteil, welcher die distale Epiphyse bildet, hat die größte Aehnlichkeit mit dem Knorpelstab, den wir in anderen Skeletteilen desselben Tieres als Grundlage finden. Er ist breit in der Gegend der Epiphyse, wird allmählich immer schlanker bis zu seiner dünnsten Stelle an der Diaphysenmitte und schwillt dann wieder an, bis er in der Gegend des proximalen Diaphysenendes von Gefäßkanälen, die ihn durchsetzen, anscheinend zu völliger Auflösung gebracht wird. Die kleinen Knorpel-

stückchen, die Fig. 16 innerhalb der ventralen Rinne zeigt, möchte ich noch als Reste des ursprünglichen Achsenknorpels ansehen. Das andere Knorpelstück, das die proximale Epiphyse bildet, hat durchweg nieren- oder halbmondförmige Gestalt und umschließt mit seiner Konkavität den Achsenknorpel. Es ist proximal am ansehnlichsten, wird distalwärts immer dünner und gegen das distale Diaphysenende hin von zahlreichen Gefäßkanälen durchsetzt, um dann mit schmalem Rande resp. einzelnen Spitzen auszulaufen. Der Achsenknorpel wird von einer Schicht grobfaseriger Knochensubstanz umhüllt, soweit nicht die Gefäßkanäle besondere Verhältnisse schaffen, und auch dem halbmondförmigen Knorpel kommt im allgemeinen eine Schale von grobfaserigem Knochen zu, die mit der des Achsenknorpels zusammenhängt. Die Gefäßkanäle beginnen als Rinnen an der Dorsalseite des distalen Diaphysenendes, senken sich in proximaler Richtung in den Skeletteil ein und verschmelzen dann zu einem großen Hohlraum, der auf der Ventralfläche in der Gegend des proximalen Diaphysenendes mündet und hier auch noch durch einige Gefäßkanäle mit der Oberfläche in Verbindung steht. Außerdem findet sich noch ein radiärer Gefäßkanal an der Dorsalfläche in der Gegend der Diaphysenmitte. Abgesehen von den rinnenartigen Anfängen der Gefäßkanäle am distalen Diaphysenende finden sich in den Beziehungen der Kanäle zu Knorpel und Knochen mannigfache Hinweise darauf, daß bei der Ausbildung der Gefäßkanäle Resorptionsprozesse eine Rolle gespielt haben. Vermutlich haben in früheren Entwicklungsstadien die beiden Knorpelstücke in der Gegend des proximalen Diaphysenendes untereinander zusammengehangen, wie wir es bei Menopoma noch finden. Sie sind dann später voneinander getrennt worden durch Resorptionsprozesse, die zur Ausbildung der Gefäßkanäle und namentlich des großen zentralen Raumes geführt haben. Wir müssen uns also vorstellen, daß ursprünglich die Phalanx dargestellt wurde durch einen schlanken Knorpelstab mit verdünntem Mittelstück und angeschwollenen Enden. Um diesen Stab bildete sich in der Mitte eine Schale aus grobfaserigem Knochen. Beim weiteren Wachstum überwucherte die proximale Epiphyse einen beträchtlichen Teil des Diaphysenknochens, und später wurde auch ein großer Teil dieser Wucherung von grobfaserigem Knochen mitumschlossen. Endlich traten Gefäßkanäle auf, und zwar proximal auf der Ventralseite, distal auf der Dorsalseite, bahnten sich durch Resorption einen Weg in die Tiefe durch Knochen und Knorpel hindurch und führten zur Bildung des gemeinsamen zentralen Hohlraumes. Die Mündungsstücke der Gefäßkanäle sind offenbar auch zum Teil nicht durch Resorption entstanden, sondern beim weiteren Wachstum des Skeletteiles ausgespart geblieben. An den Wandungen der Gefäßkanäle kam es in wechselndem Umfang zur Ablagerung von feinfaseriger, lamellärer Markknochensubstanz.

Aus der nicht ganz vollständigen Serie durch die Grundphalanx III läßt sich immerhin ersehen, daß hier ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen wie in der Mittelphalanx. Der wichtigste und auffälligste Unterschied zwischen beiden liegt wohl darin, daß die proximale Hälfte der Grundphalanx der distalen Hälfte der Mittelphalanx und umgekehrt die distale Hälfte der Grundphalanx der proximalen der Mittelphalanx gleicht. Wie weit die Befunde miteinander übereinstimmen, zeigen die Abbildungen einer Auswahl von Querschnitten, die aber hier vom proximalen Ende ausgehen und zum distalen fortschreiten.

Eine scharfe Abgrenzung des proximalen Epiphysenknorpels gegen das Metatarsale scheint nicht möglich zu sein, da beide, soweit dies die vorliegenden Schnitte erkennen lassen, durch eine faserknorpelige Masse kontinuierlich miteinander verbunden sind. Die Epiphyse selbst besteht aus unverkalktem, hyalinem Knorpel, der auf dem nierenförmigen Querschnitt mit ventraler Konkavität sehr ausgedehnte, scharf gezeichnete Pseudofaserungen erkennen läßt. Am Rande grenzt sich der Knorpel recht scharf ab gegen das Perichondrium, das aus einem sehr dichten, derbfaserigen, sehnenartigen Gewebe besteht. Dies wird am Beginn der Diaphyse durch eine dicke, allmählich zunehmende Schicht von sehr grobfaserigem Knochen vom Knorpel abgedrängt und

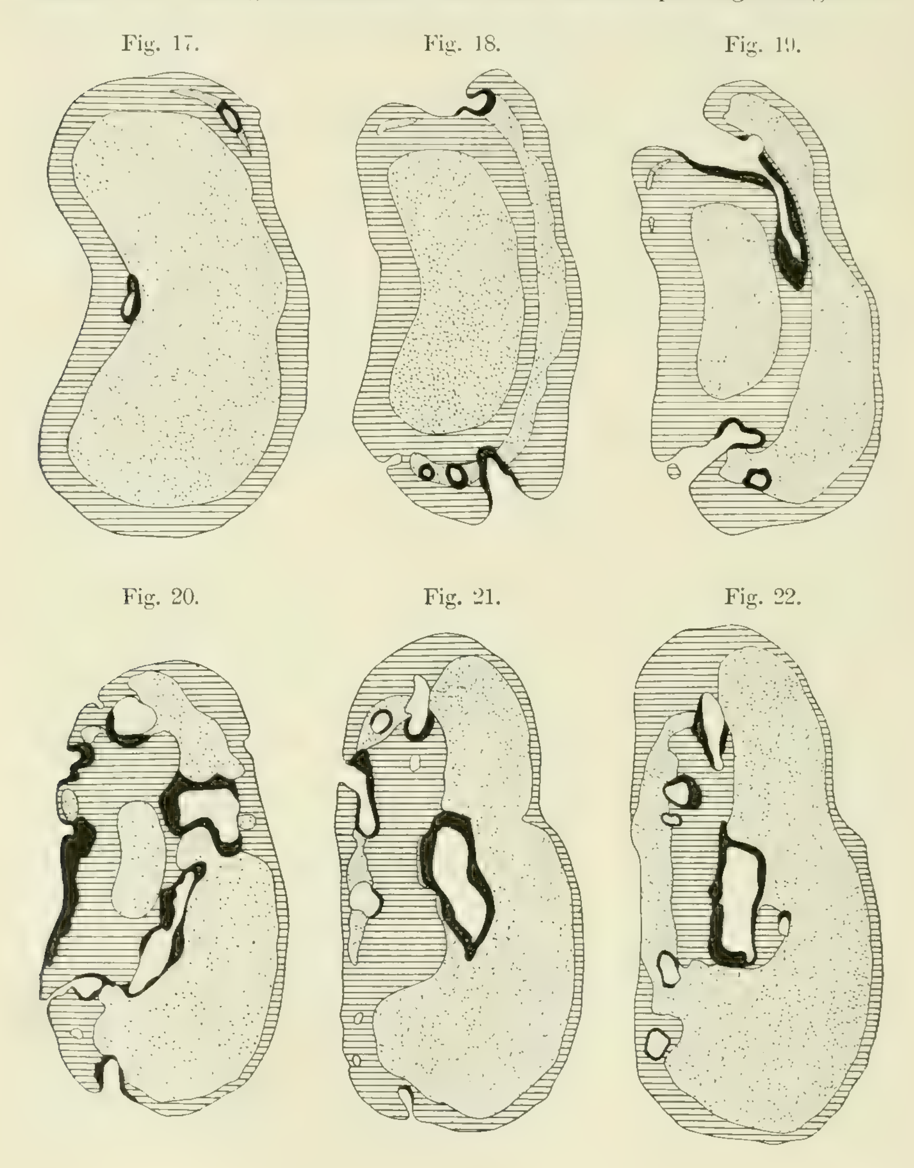
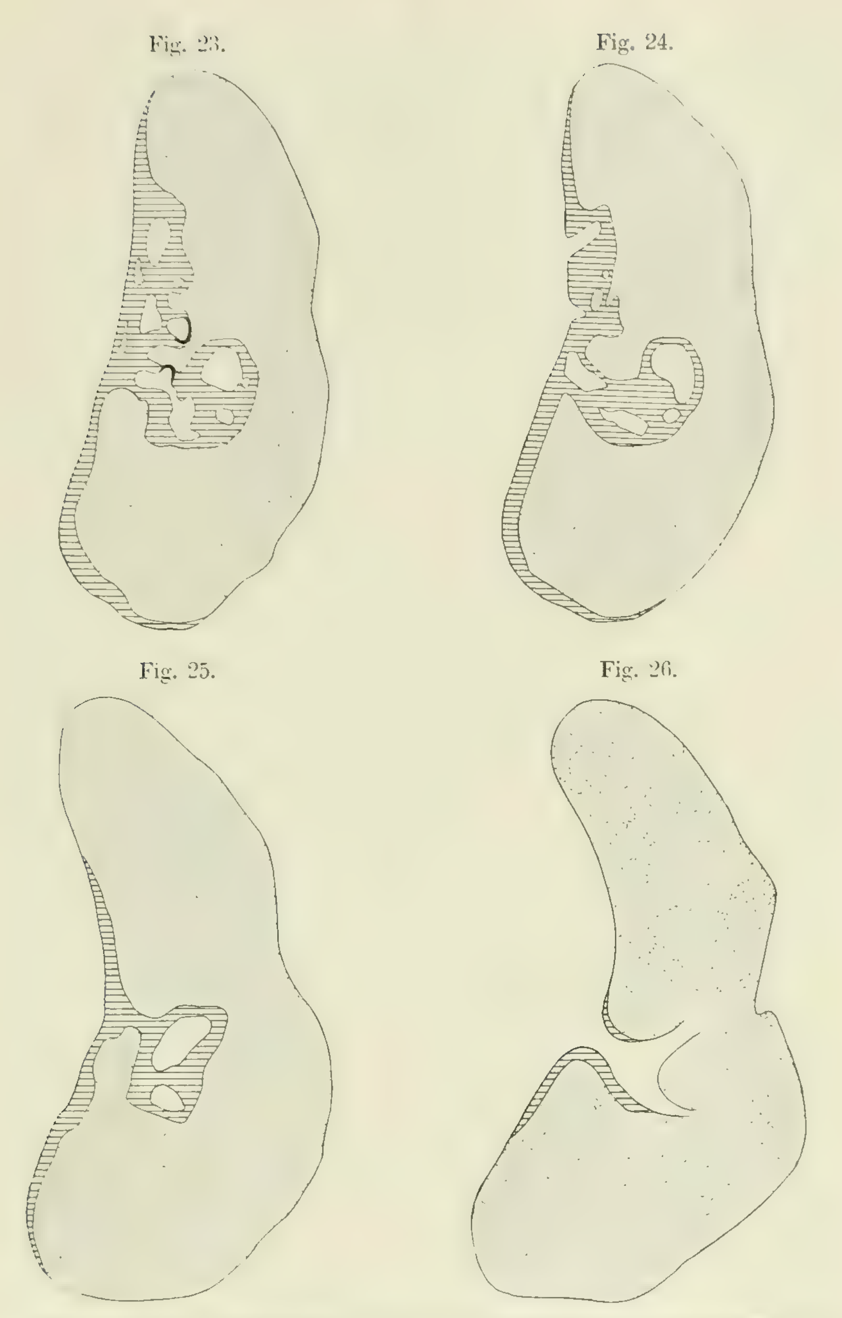


Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.



Figg. 17—26. Cryptobranchus japonicus, Grundphalanx, eine Reihe von Querschnitten aus einer Serie, Schema. Vergr. 16:1.

nimmt, indem es zum Periost sich umgestaltet, selbst an Dicke etwas ab. Die oberflächlichen, an den Knochen angrenzenden Knorpelteile verkalken. Sehr bald erscheinen einzelne Gefäßkanäle, die an ver-

schiedenen Stellen den Knochen durchsetzen. Ihr Durchmesser ist nicht bedeutend. Ferner erscheint, und zwar zuerst an einer Stelle der dorsalen Zirkumferenz, ein schmaler Knorpelstreif innerhalb der grobfaserigen Knochenschale. Er wird von einem Gefäßkanal durchsetzt, der sich offenbar durch Resorptionsvorgänge seinen Weg in die Tiefe gebahnt hat (Textfig. 17). An den Wandungen der Gefäßkanäle lagert sich eine dünne Schicht von lamellöser, feinfaseriger Knochensubstanz ab. Sie fehlt aber am blinden Ende des Gefäßkanals, von dem das weitere Wachstum ausgeht und das auch in den zentralen Knorpel eindringt. Die Gefäßkanäle werden zahlreicher, dringen tief in den Skeletteil ein und verästeln sich. Während der zentrale Knorpel immer kleiner wird, nimmt die Dicke der grobfaserigen Knochenschale zu, und der innerhalb der letzteren gelegene Knorpel dehnt sich über den dorsalen Umfang des Skeletteiles aus und wird fortwährend breiter (Textfig. 18). Dieser Knorpel ist nur in seinen oberflächlichen Teilen verkalkt. Seine Grundsubstanz ist nicht durchweg hyalin, sondern vielfach von rötlich gefärbten Flecken und radiären feinen Faserungen durchsetzt, die mit entsprechenden Faserzügen des benachbarten Knochens kontinuierlich zusammenzuhängen scheinen. Es liegt also auch hier Knorpelsklerose vor, die dazu mitwirkt, daß an vielen Stellen sowohl der grobfaserige wie der feinfaserige Knochen nicht deutlich und scharf gegen den Knorpel abgegrenzt werden kann. Auch dünne Schichten von grobfaserigem und feinfaserigem Knochen lassen sich nicht immer genau unterscheiden, so daß nicht ganz klar ist, ob gelegentlich auch in der feinfaserigen Knochenauskleidung der Gefäßkanäle vereinzelte gröbere Fasern vorkommen können. Mit der Annäherung an die Diaphysenmitte wird der zentrale Knorpel immer kleiner und verschwindet schließlich ganz, während der äußere Knorpel auch auf die Ventralfläche des Skeletteiles sich ausdehnt und immer mehr an Dicke zunimmt (Textfig. 19—21). Mehrfach münden auch hier noch Gefäßkanäle an der Oberfläche. Ihre tiefen Teile sind sehr weit und von Schichten feinfaseriger Knochensubstanz ausgekleidet, die mehrfach Trennungslinien als Spuren von Resorptionsvorgängen aufweisen. Die unscharfe konzentrische Schichtung der grobfaserigen Knochensubstanz ist ventral vom Achsenknorpel ganz deutlich sichtbar, nach dorsalwärts schneidet sie mit scharfem Rande ab, so daß eine offenbar hier früher ebenfalls bestehende konzentrische Zeichnung durch Resorption zerstört wurde. Hier trat an die Stelle des grobfaserigen Knochens der periphere Knorpel und Gefäßkanäle. Wenn letztere den peripheren Knorpel durchsetzen, so ist dies wohl durch Resorptionsvorgänge zu erklären. Durch Anastomosierung von Gefäßkanalenden entsteht ein großer zentraler Hohlraum, der die Stelle des Achsenknorpels einnimmt. Einen vollständigen Ring stellt der periphere Knorpel in Textfigur 22 dar. Der Achsenknorpel ist ganz verschwunden. Ein Zusammenhang zwischen beiden Knorpeln war auch in der Grundphalanx nirgends nachweisbar, doch treten sie in Fig. 20 und 21 sehr nahe zusammen, so daß ein ursprünglich kontinuierlicher Uebergang, der später durch Resorptionen zerstört wurde, sehr wahrscheinlich erscheint. Vorübergehend verschwindet an der Ventralseite der Knochenbelag des peripheren Knorpels. Letzterer geht mit der Annäherung an die distale Epiphyse aus der Ringform allmählich in die Nierenform über (Textfig. 23). Auf eine Strecke fehlen Mündungen von Gefäßkanälen.

Der große zentrale Hohlraum hat sich wieder in mehrere kleinere Kanäle aufgelöst, in denen die Auskleidung mit feinfaseriger Knochensubstanz immer unbedeutender wird (Textfig. 23), bis sie endlich ganz verschwindet (Textfig. 24 und 25). Der grobfaserige Knochen nimmt an Ausdehnung fortwährend ab. Er verschwindet zuerst an der dorsalen Zirkumferenz des Skeletteiles, dann macht seine Reduktion auch im Innern Fortschritte. Es treten wieder Gefäßkanalmündungen an der Ventralfläche auf, und an dem äußersten Ende der Diaphyse öffnet sich noch ein größerer Hohlraum an der Oberfläche, dessen seitliche Wandungen nur noch von grobfaserigem Knochen gebildet werden, während in seinem Grunde das ihn ausfüllende perivaskuläre Bindegewebe in den Knorpel einstrahlt (Textfig. 26). Eine Andeutung dieses Einstrahlens erhält sich auch noch auf den Querschnitten durch den Knorpel der distalen Epiphyse, so daß diese vorübergehend durch Faserzüge in zwei aus durchaus hyalinem Knorpel bestehende Hälften geteilt zu werden scheint. Eine völlig klare Uebersicht der hier bestehenden Verhältnisse ist nur durch die Kenntnis der Entwicklung möglich. Im übrigen gilt auch hier das bei Besprechung der Mittelphalanx Gesagte.

In der Achse des 49 mm langen **Humerus** ist die knorpelige Grundlage des Skeletteiles durchweg erhalten geblieben. Sie wird umschlossen, wie am Femur, durch einen dicken Mantel grobfaseriger Knochensubstanz, deren feinere Beschaffenheit hier keine besonderen Eigentümlichkeiten aufweist. In der Gegend der Diaphysenmitte (genaue Feststellung von deren Lage ist nicht möglich) hat der Knorpel einen geringsten Durchmesser von 0,23 mm, während die mittlere Dicke des Knochenmantels reichlich 2 mm beträgt. Nach den beiden Enden der Diaphyse hin nimmt der Knorpel fortwährend an Umfang zu und gleichzeitig die Dicke des grobfaserigen Knochenmantels ab. Nahe den Diaphysenenden erscheint unter der Knochenschale eine oberflächliche Verkalkung des Knorpels, die sich in bekannter Weise allmählich über den ganzen Knorpelquerschnitt ausdehnt, je mehr dessen Durchmesser gegen die Diaphysenmitte hin abnimmt. Recht reichlich ist die Versorgung des Humerus mit **Gefäßkanälen**, die in mehr oder weniger regelmäßig radiärer, meist in schräger Richtung von der Oberfläche her in den Knochen eindringen. Ihr Verhalten ist am besten zu übersehen auf Querschnitten des Humerus durch die Gegend der Diaphysenmitte. Hier bieten sich mehrfach Gefäßkanäle im annähernden Längsschnitt dar und lassen sich in ihrem ganzen Verlauf durch Kombination mehrerer aufeinander folgender Serienschnitte leicht verfolgen. Auf der beistehenden Textfig. 27 ist das Verhalten einiger solcher Gefäßkanäle in etwas schematisierter Weise wiedergegeben. Ihre Mündungen an der Oberfläche haben einen Durchmesser von etwa 0,05 mm. Von da ziehen die Kanäle in wenig gewundenem, ziemlich gestrecktem Verlauf in die Tiefe des Knochens hinein, wobei ihr Durchmesser im ganzen etwas zunimmt, wenn auch nicht in gleichmäßiger Weise. Manche Kanäle bleiben bis ans Ende einfach, andere aber treten in anastomotische Verbindung mit benachbarten Kanälen, wovon die nebenstehende Textfig. 27 einige einfache Beispiele zeigt. Die blinden Enden der Gefäßkanäle können von dem zentralen Knorpel entfernt bleiben oder auch in diesen selbst eindringen, so daß in der Gegend der Diaphysenmitte stellenweise von dem axialen Knorpel nur ein schmaler Streifen er-

halten bleibt. An anderen Stellen aber findet sich der kleine rundliche Knorpelquerschnitt völlig intakt, nicht durchsetzt von einem Gefäßkanalende. Die Anastomosenbildungen der Gefäßkanäle beschränken sich keineswegs überall auf so einfache Befunde, wie sie in der nebenstehenden Textfig. 27 dargestellt sind. Das wird namentlich deutlich auf den Querschnitten, die mehr gegen das Ende der Diaphyse zu gelegen sind. Die Gefäßkanäle dehnen sich nach verschiedenen Richtungen innerhalb des periostalen Knochens und des an Umfang zunehmenden axialen Knorpels aus, nehmen an ihren Enden an Weite zu und bilden, indem sie mannigfach untereinander anastomosieren, ziemlich ansehnliche buchtige Hohlräume, die einen großen Teil des Knorpels ersetzen (Textfigur 28). Den Inhalt der Gefäßkanäle

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 27. Cryptobranchus japonicus, Humerus. Querschnitt in der Gegend der Diaphysenmitte, Schema, aus einer größeren Zahl von Schnitten kombiniert. Vergr. 10,7 : 1.

Fig. 28. Cryptobranchus japonicus, Humerus. Querschnitt aus der Gegend des proximalen Diaphysenendes, Schema. Vergr. 10,7 : 1.

bildet neben Blutgefäßen ein zartes, bindegewebiges Gerüstwerk, das nirgends den Charakter von Knochenmarkgewebe darbietet. An den Wandungen der Gefäßkanäle lagert sich meist eine Schicht von feinfaseriger lamellöser Knochensubstanz ab, deren Dicke an verschiedenen Stellen wechselt, im ganzen nach der Tiefe hin zunimmt, aber nirgends sehr beträchtlich erscheint. Sie steigt bis auf einen mittleren Durchmesser von ca. 100 μ. Diese Schicht fehlt stets in dem oberflächlichsten Mündungsabschnitt des Gefäßkanales auf eine Strecke von etwa 0,5—0,75 mm Länge, gelegentlich wohl auch noch weiter resp. weniger weit. Nahe den Enden der Gefäßkanäle, welche anastomotische Verbindungen mit benachbarten Kanälen gewonnen haben, fällt vielfach auf, daß die Auskleidung mit feinfaseriger Knochensubstanz keine gleichmäßige ist. Man erkennt innerhalb der fein-

faserigen Knochenmasse unregelmäßige Grenzlinien, die einzelne Bezirke gegeneinander abgrenzen. Diese Befunde sprechen dafür, daß Resorptionen von feinfaseriger Knochensubstanz stattgefunden haben und in die Resorptionslücken später neue Massen derselben Knochensubstanz abgeschieden wurden. Dies führt uns auf die Frage nach der Entstehungsweise der Gefäßkanäle. Wenn es uns auch nicht gelungen ist, als Osteoklasten zu deutende Riesenzellen nachzuweisen, so müssen wir doch annehmen, daß Resorptionsvorgänge bei der Bildung und Verbreitung der Gefäßkanäle eine wesentliche Rolle spielen. Die eben erwähnten Resorptionslinien sprechen dafür, daß die Anastomosenbildungen der Gefäßkanalenden durch Resorption zustande gekommen sind. Für eine Ausbildung der Gefäßkanäle selbst, wenigstens zu einem großen Teil, durch Resorptionsprozesse innerhalb der grobfaserigen periostalen Knochenschale spricht das Verhalten der Gefäßkanäle zu der, wenn auch wenig ausgeprägten, lamellären Schichtung der umgebenden grobfaserigen Knochensubstanz. Textfig. 29 zeigt in schematischer Weise das Mündungsstück eines Gefäßkanales und die nicht sehr deutlichen konzentrischen Streifungen des Knochens. Man erkennt, daß diese Streifungen nach der Oberfläche des Knochens zu immer dichter zusammenrücken. In der Tiefe werden die Streifen einfach von dem Gefäßkanal durchsetzt. Gegen die Oberfläche zu erkennt man aber eine Störung der konzentrischen Zeichnung, eine Ablenkung der Streifen von ihrem gleichmäßigen Verlauf nach der Achse des Gefäßkanales hin. Ich glaubte, diesen Befund so deuten zu sollen, daß die tieferen, von dem Gefäßkanal einfach durchbrochenen Knochenschichten bereits gebildet waren, als durch Resorption der Gefäßkanal sich seinen Weg in die Tiefe bahnte, daß dagegen die oberflächlichen nach dem Gefäßkanal abgelenkten Knochenschichten sich erst später bildeten und um die bereits vorhandene Gefäßkanalmündung sich nach außen auftürmten. Mündungen von Gefäßkanälen scheinen sich ziemlich gleichmäßig über die ganze Oberfläche des Humerus auszudehnen und sich nicht auf bestimmte Bezirke zusammenzudrängen. Die Längsschnitte durch die proximale Epiphyse des Humerus zeigen, daß der axiale Knorpel an der Grenze von Diaphyse und Epiphyse bis auf 9 mm Durchmesser anwächst. Er ist bis in diese Gegend verkalkt und von zahlreichen Gefäßkanälen durchsetzt, deren Mündungen nahe dem Diaphysenende liegen, von wo aus sie schräg in den Knochen und Knorpel eindringen, nach der Diaphysenmitte hin verlaufend. Erst in ihren tieferen Teilen erhalten sie eine Auskleidung von feinfaseriger Knochensubstanz. Die Mündungen sind

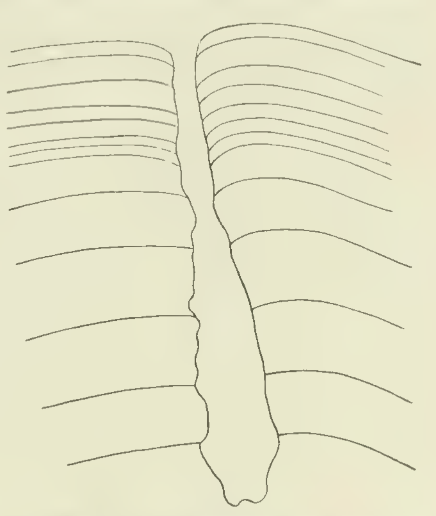


Fig. 29. Cryptobranchus japonicus Humerus, Querschnitt. Mündung eines Gefäßkanals an der Oberfläche und Schichtung des Periostknochens. Schema. Vergrößerung 50 : 1.

ziemlich eng, weiterhin nimmt das Lumen in wechselnder Weise zu. Gelegentlich kommen Anastomosen benachbarter Gefäßkanäle vor. Von einer Ossifikationsgrube kann nur insofern die Rede sein, als zwischen dem obersten Rand des grobfaserigen Knochenmantels und dem Epiphysenknorpel eine ganz geringe Menge derbfaserigen Gewebes zu erkennen ist, in welchem zahlreiche kleine rundliche Zellen liegen. Diese Zellen sind viel kleiner als die benachbarten Knorpelzellen, könnten aber wohl aus Teilungen solcher entstanden sein. Die Grenze zwischen dem Knochen und dem faserigen Gewebe ist keine scharfe, wie auch letzteres kontinuierlich in den Epiphysenknorpel übergeht. Der Epiphysenknorpel hat durchweg hyaline Beschaffenheit: nur in der Mitte des Gelenkkopfes fällt eine Stelle von wechselnder, unregelmäßiger Ausdehnung auf, an welcher die Grundsubstanz sich gar nicht oder nur fleckig färbt. Möglicherweise liegt hier eine histologische Veränderung, vielleicht aber auch nur ein unvollständiges Eindringen der Fixierungsflüssigkeit in die Tiefe vor. Die Anordnung der Zellen zeigt dieselben Befunde wie in anderen knorpeligen Epiphysen; namentlich bemerkt man auch hier an der Grenze von Epiphyse und Diaphyse, ein wenig nach innen von der Ossifikationsgrube, eine Stelle, an der kleine Knorpelzellen in größerer Zahl dicht beisammen liegen. Von hier aus gehen Reihen von Knorpelzellen in die Diaphyse hinein, so daß eine ringförmige Proliferationszone des Knorpels vorzuliegen scheint. Pseudofaserungen des Knorpels sind hier ebenfalls in reicher Ausbildung vorhanden. Namentlich ziehen sie guirlandenförmig zwischen den Enden des Knochenrohres durch den Anfang des Diaphysenknorpels, etwas oberhalb des Beginnes der Verkalkung: sie fehlen aber auch im Epiphysenknorpel nicht und schlagen hier verschiedene Verlaufsrichtungen ein.

Das Periost zeigt im ganzen dieselbe Dicke und Beschaffenheit wie am Femur.

2. Menopoma (Cryptobranchus) alleghaniensis.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 375 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 248 mm; jugendliches Tier, da Gesamtlänge nach Gadow (1901) 18 inches resp. 45—46 cm, nach Leunis 60 cm beträgt; dagegen gibt Boulenger (1882) die Gesamtlänge nur mit 418 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake mit 280 mm an; linke Vorderextremität, Querschnittserie, Schnittdicke 25 μ; linkes Femur, Längsschnittserie, Schnittdicke 30 μ.

Als Achse und Grundlage des 25 mm langen Humerus läßt die Durchsicht der Querschnittserie einen Knorpelstab erkennen, der wohl ursprünglich den ganzen Skeletteil durchzieht, bei dem hier vorliegenden Tiere aber entsprechend dem mittleren Abschnitt der Diaphyse in einer Länge von reichlich 2 mm völlig unterbrochen ist. In dieser Strecke ist der Knorpel ersetzt durch einen kleinen, von Knochen umwandeten Hohlraum. Diese knorpelig-knöcherne Achse des Humerus wird außen größtenteils umhüllt durch eine Knochenschale, welche in der Diaphysenmitte am dicksten ist und nach den beiden Epiphysen zu allmählich ausläuft.

Die Epiphysen bestehen aus hyalinem Knorpel. Kleine rundliche Knorpelzellen sind in eine reichliche, im ganzen gleichförmig aussehende Grundsubstanz eingelagert. Nur an der Oberfläche des

Epiphysenknorpels, namentlich gegen die Gelenkhöhle zu, bemerkt man eine nach der Tiefe zu nicht scharf abgrenzbare dunklere Färbung der Intercellularsubstanz. Hier liegen auch die Knorpelzellen sehr dicht beieinander und sind entsprechend der Oberfläche abgeplattet. Fast in der ganzen Zirkumferenz des Epiphysenquerschnittes nehmen sehr ausgeprägte Pseudofaserungen, die sich mit Boraxkarmin dunkler färben, bald als breite Bänder, bald als Bündel feiner Fibrillen, eine ansehnliche Oberflächenzone ein. Die Faserungen verlaufen im ganzen parallel der Oberfläche des Querschnittes und sind leicht zu unterscheiden von den viel feineren und dichter zusammenliegenden Fasern des Perichondrium, die sich direkt in die Knorpelgrundsubstanz fortzusetzen scheinen, ohne sich weiter in diese hinein verfolgen zu lassen. Der Querschnitt des proximalen Epiphysenknorpels ist birnförmig wie bei Proteus. In der Begrenzung des Schultergelenkes zeigt der Epiphysenknorpel stellenweise eine faserige Auflockerung an der Oberfläche. Innerhalb der Schultergelenkkapsel wurde das Vorkommen anscheinend isolierter Gruppen von Knorpelzellen beobachtet.

Am Beginn der Diaphyse hat der Querschnitt durch den A c h s e n k n o r p e l eine ovale Form. Der lange Durchmesser des ovalen Querschnittes beträgt an der proximalen Epiphysen-Diaphysengrenze etwa 3 mm, an der distalen reichlich 5 mm. Gegen die Diaphysenmitte nimmt der Umfang des Knorpels von beiden Seiten her immer mehr ab, und am Ende des Knorpelstabes beträgt der lange Durchmesser des ovalen Querschnittes bis zu 0,85 mm, der kurze nur etwa 0,4 mm. In den mittleren Teilen der Diaphyse, in denen der Achsenknorpel durch einen längsverlaufenden einfachen Gefäßkanal ersetzt ist, sinkt der Durchmesser des letzteren mit Einschluß seiner feinfaserigen Knochenumhüllung bis auf 275 μ. Die dünnste Stelle des axialen Gefäßkanals liegt offenbar näher dem proximalen als dem distalen Ende der Diaphyse, und auch das proximale Stück des Achsenknorpels ist wesentlich kürzer als das distale. Das histologische Verhalten des Diaphysenknorpels weicht von dem Charakter des Epiphysenknorpels beträchtlich ab. Soweit der Knorpel von Knochen bedeckt wird, zeigt er eine an den Knochen angrenzende, veränderte, offenbar verkalkte Oberflächenschicht. Die Knorpelgrundsubstanz ist hier meist dunkelblau, bisweilen auch rötlich gefärbt und enthält oft in dichter Lagerung massenhafte runde Körnchen. Die Grenze zwischen Knochen und Knorpel ist vielfach nicht ganz scharf gezogen. Je mehr gegen die Diaphysenmitte der Umfang des axialen Knorpels abnimmt, um so mehr dehnt sich die ursprünglich auf die Oberfläche beschränkte histologische Veränderung des Knorpels aus, bis sie schließlich den gesamten Querschnitt betrifft. Pseudofaserungen ließen die Querschnitte innerhalb der Grundsubstanz des Diaphysenknorpels nicht erkennen, ebensowenig eine bestimmte Gruppierung der Knorpelzellen. Die Uebersicht über diese Verhältnisse ist besser an Längsschnitten zu gewinnen und im vorliegenden Fall dadurch erschwert, daß der Knorpel vielfach eingeschmolzen und durch Gefäßkanäle ersetzt ist, auf die wir sogleich näher zurückzukommen haben.

Die knorpelig-knöcherne Achse des Humerus umschließt, wie bereits erwähnt, eine K n o c h e n s c h a l e, die, von außen auf die Unterlage abgelagert, periostalen Ursprunges ist. Diese Knochen-

schale hat in der Diaphysenmitte, wie der hier rundliche Querschnitt zeigt, eine mittlere Dicke von 0,6 mm und nimmt allmählich gegen die Epiphyse zu ab. Histologisch besteht die periostale Knochenmasse aus einem grobfaserigen Knochengewebe mit großen, unregelmäßig geformten, stark verzweigten Knochenhöhlen, anscheinend ohne regelmäßige Gruppierung. Der Knochen zeigt bei der hier angewandten Färbung nur eine undeutliche konzentrische Schichtung, indem die Grenzen zwischen den einzelnen Schichten als verwaschene, schwach gefärbte, dunklere Linien nur wenig hervortreten. Die Schichten folgen in unregelmäßigen, im ganzen ziemlich weiten Abständen aufeinander. Stellenweise glaubt man eine innerste, dem Knorpel direkt aufliegende Knochenschicht aus ganz feinen, zirkulär verlaufenden Fasern abgrenzen zu können, nirgends ist sie aber in vollständiger ringförmiger Ausbildung zu übersehen. Die Grundsubstanz des Knochens besteht aus einem dichten Geflecht von Fasern. Diese sind bald feiner bald gröber. Stellenweise können sie an der Oberfläche des Knochens einen recht beträchtlichen Umfang erreichen.

Das Periost stellt fast überall eine sehr unansehnliche, dünne Schicht von Bindegewebe dar, das neben feineren auch sehr grobe Fasern und mäßig zahlreiche ovale Kerne enthält. Von typischen Osteoblasten ist nichts zu sehen. Periost und Knochen hängen untereinander auf das innigste zusammen, indem Fasern und Zellen aus dem Bindegewebe des Periostes in den Knochen übertreten und offenbar so zu Bestandteilen des letzteren werden.

Dieser an sich einfache und übersichtliche Grundplan des Humerusbaues wird kompliziert durch das Auftreten von Gefäßkanälen, die sich in den verschiedenen Abschnitten der Diaphyse verschieden verhalten. An den beiden Enden der Diaphyse zeigt die Querschnittserie zahlreiche von Bindegewebe und Blutgefäßen erfüllte Grübchen an der Oberfläche der grobfaserigen Knochenschicht. Diese Grübchen dehnen sich in der Längsrichtung des Skeletteiles zu Rinnen aus und werden gegen die Mitte der Diaphyse zu immer tiefer. Sie bilden sich dann zu Gefäßkanälen aus, welche die periostale Knochenschale durchsetzen und sich innerhalb des zentral gelegenen Knorpels verbreiten. Hier und da waren mehrkernige Riesenzellen im Hohlraum der Grübchen oder Gefäßkanäle zu erkennen. Es sind große protoplasmareiche Zellen mit 2 oder mehr großen, bläschenförmigen Kernen. Die äußeren Oeffnungen der Gefäßkanäle liegen in der ganzen Peripherie des Knochenquerschnittes. Ihre Weite ist sehr verschieden. Engere Mündungen haben einen Durchmesser von etwa 75 μ, nicht selten kommen aber auch Durchmesser von 300 μ vor. Die Weite des Gefäßkanals ist offenbar nicht in seiner ganzen Länge dieselbe, sondern wechselt. Sehr weite, buchtige Hohlräume verbreiten sich innerhalb des Knorpels, anfangs nur an der Oberfläche, später auch in der Tiefe; offenbar sind die Gefäßkanäle verästelt und hängen verschiedentlich durch Anastomosen miteinander zusammen. In der Umgebung der Gefäßkanäle ist die Knorpelgrundsubstanz in ähnlicher Weise verändert wie an der Oberfläche gegen den periostalen Knochenmantel, nämlich dunkelblau gefärbt und anscheinend verkalkt. Innerhalb dieser Zone finden sich außerdem unregelmäßig begrenzte, rot oder rötlich gefärbte Höfe um die Knorpelhöhlen, die auch zu größeren Flecken zusammenfließen und den Eintritt einer Sklerose des Knorpels anzeigen. An einzelnen Gefäßkanälen kann man neben beträchtlicher

Weite auch eine große Längenausdehnung innerhalb des Knorpels feststellen. An den beiden Enden der buchtigen Hohlräume sieht man, wie zellreiches Bindegewebe, das ihren Inhalt bildet, in den verkalkten resp. sklerosierten Knorpel einwuchert, Knorpelhöhlen eröffnet und offenbar zur Einschmelzung des Knorpels führt. Gegen die Mitte der Diaphyse zu nimmt die Zahl der im axialen Knorpel gelegenen Gefäßkanäle immer mehr ab, wahrscheinlich unter Ausbildung von Anastomosen. Vorübergehend findet sich nur ein einziger Hohlraum, dann wieder mehrere, bis in der Diaphysenmitte auf eine längere Strecke wieder nur ein einziger Hohlraum besteht. Er liegt auf dem Querschnitt etwas exzentrisch und hat einen lichten Durchmesser von 0,1 mm. Von ihm aus gehen mehrere Kanäle, die in annähernd radiärer Richtung den grobfaserigen Knochenmantel durchsetzen und einen mittleren Durchmesser von 50 μ besitzen. Die äußeren Mündungen der Gefäßkanäle verteilen sich zwar gleichmäßig in der Zirkumferenz, aber offenbar nicht in der Länge des Skelettteiles. Eine geringe Zahl von Mündungen findet sich etwa in der Gegend der Diaphysenmitte, aber namentlich distal von der dünnsten Stelle des axialen Gefäßkanales. Darauf folgt in proximaler und distaler Richtung eine Strecke, die der Mündungen ziemlich entbehrt und dann je an der proximalen und distalen Diaphysengrenze wieder eine Zone, in der zahlreiche Mündungen nebeneinander liegen. Den Inhalt der Gefäßkanäle bildet lockeres, zellreiches Bindegewebe neben Gefäßen von verschiedenem Umfang. Stellenweise hat man den Eindruck, als ob das Bindegewebe der Gefäßkanäle dem Aussehen von Knochenmark sich nähert und dichte Haufen von Rundzellen mit wenig Protoplasma und großen, dunkeln, runden Kernen enthält, daneben auch zellige Gebilde, die Blutfarbstoff einzuschließen scheinen, in ihrer Form aber ganz von den roten Blutkörperchen abweichen. Derartige Zellanhäufungen haben meist nur einen ganz geringen Umfang, und es könnte sich wohl auch um Gefäßdurchschnitte handeln. Die durch die Konservierung bedingte starke Schrumpfung des zarten Gewebes erlaubt keinen sicheren Entscheid. Der größte Teil der Wandung wird bedeckt von einer Schicht feinfaserigen Markknochens, die sich entweder an die verkalkte resp. sklerosierte Knorpelsubstanz oder an den grobfaserigen Knochen anlagert. In der Mitte der Diaphyse erreicht die feinfaserige Knochenschicht eine Dicke bis zu 0,1 mm. Hier fehlt, wie bereits erwähnt, die Knorpelsubstanz ganz, und man sieht auf dem Querschnitt nur einen etwas exzentrisch gelegenen Gefäßkanal, umschlossen von einer dünnen Schicht von feinfaserigem und einer dicken Lage von grobfaserigem Knochen. Innerhalb des letzteren finden sich noch einzelne Quer-, Schräg- und Längsschnitte durch radiäre Gefäßkanäle mit einer dünnen Auskleidung von feinfaseriger Knochensubstanz. Diese letztere zeigt eine regelmäßige Schichtung von in sich gleichmäßig, homogen aussehenden, schmalen Lamellen. Die Knochenhöhlen sind nicht sehr zahlreich und liegen einzeln, ziemlich regelmäßig, entsprechend den Lamellen angeordnet. Sie sind im allgemeinen kleiner, schmaler und länger gestreckt als die Knochenhöhlen des grobfaserigen Knochens. Ihre Fortsätze sind, wenn überhaupt vorhanden, unbedeutend, ihre Form ist nicht sternförmig, sondern spindelförmig oder rundlich. An der Innenfläche des feinfaserigen Knochens sind häufig Reihen von abgeplatteten Zellen mit großen Kernen in einfacher Schicht zu erkennen.

Sie sind vergleichbar mit Osteoblasten und spielen offenbar bei der Bildung der feinfaserigen Knochensubstanz eine wesentliche Rolle (vgl. Taf. 3, Fig. 12). Der feinfaserige Knochenbelag pflegt am Mündungsstück des Gefäßkanales auf eine kürzere oder längere Strecke zu fehlen. Er ist fast immer deutlich vom grobfaserigen Knochen zu unterscheiden, wogegen eine scharfe Abgrenzung gegen den sklerosierten Knorpel sehr oft unmöglich erscheint. Eine besondere Berücksichtigung erfordert das Verhältnis der Gefäßkanäle zu der konzentrischen Schichtung der grobfaserigen Knochensubstanz. Diese Schichtung ist an dem vorliegenden Präparat nicht sehr deutlich, weil sie durch Hämatoxylin nach Delafield nicht so scharf hervorgehoben wird. Es läßt sich aber feststellen, daß in den dicken Knochenschichten in der Gegend der Diaphysenmitte auf lange Strecken die Gefäßkanäle den grobfaserigen Knochen durchsetzen, ohne dessen konzentrische Zeichnung zu beeinflussen. Es werden die Schichten einfach durchbrochen. In den oberflächlichen Knochenpartieen aber, dort, wo die Mündungen der Gefäßkanäle liegen, wird die konzentrische Knochenschichtung nicht von den Kanälen durchbrochen, sondern von diesen in ihre Anordnung beeinflußt. Die Schichten ziehen sich auch an einem Teil der Gefäßkanalmündungen entlang, und dadurch zeigt die Schichtung in den oberflächlichen Partieen des grobfaserigen Knochens ein komplizierteres Bild. Namentlich macht sich dies bemerklich in den gegen die Diaphysenenden immer dünner werdenden Teilen der Knochenschale. Hier überwiegen die in ihrer Schichtung von den Gefäßkanälen beeinflußten oberflächlichen Lagen über die tieferen Partieen, deren Schichten von den Kanälen direkt durchsetzt werden. Dieser Befund muß dahin gedeutet werden, daß bereits eine recht ausgedehnte und in der Diaphysenmitte auch schon dicke Knochenschicht vorhanden gewesen sein muß, als die ersten Gefäßkanäle sich bildeten, die sich unter Resorption bereits vorhandener Knochensubstanz, deren Schichtenfolge einfach durchbrochen wurde, in den periostalen Knochen einbohrten. Schreitet dann das Dicken- und Längenwachstum des periostalen Knochens fort, so werden die neu sich bildenden Schichten an die bereits vorhandenen Gefäßkanäle sich anschließen und hier Schichtenfolgen auftreten, deren Verlauf von den Gefäßkanälen nicht direkt durchbrochen, sondern beeinflußt wird.

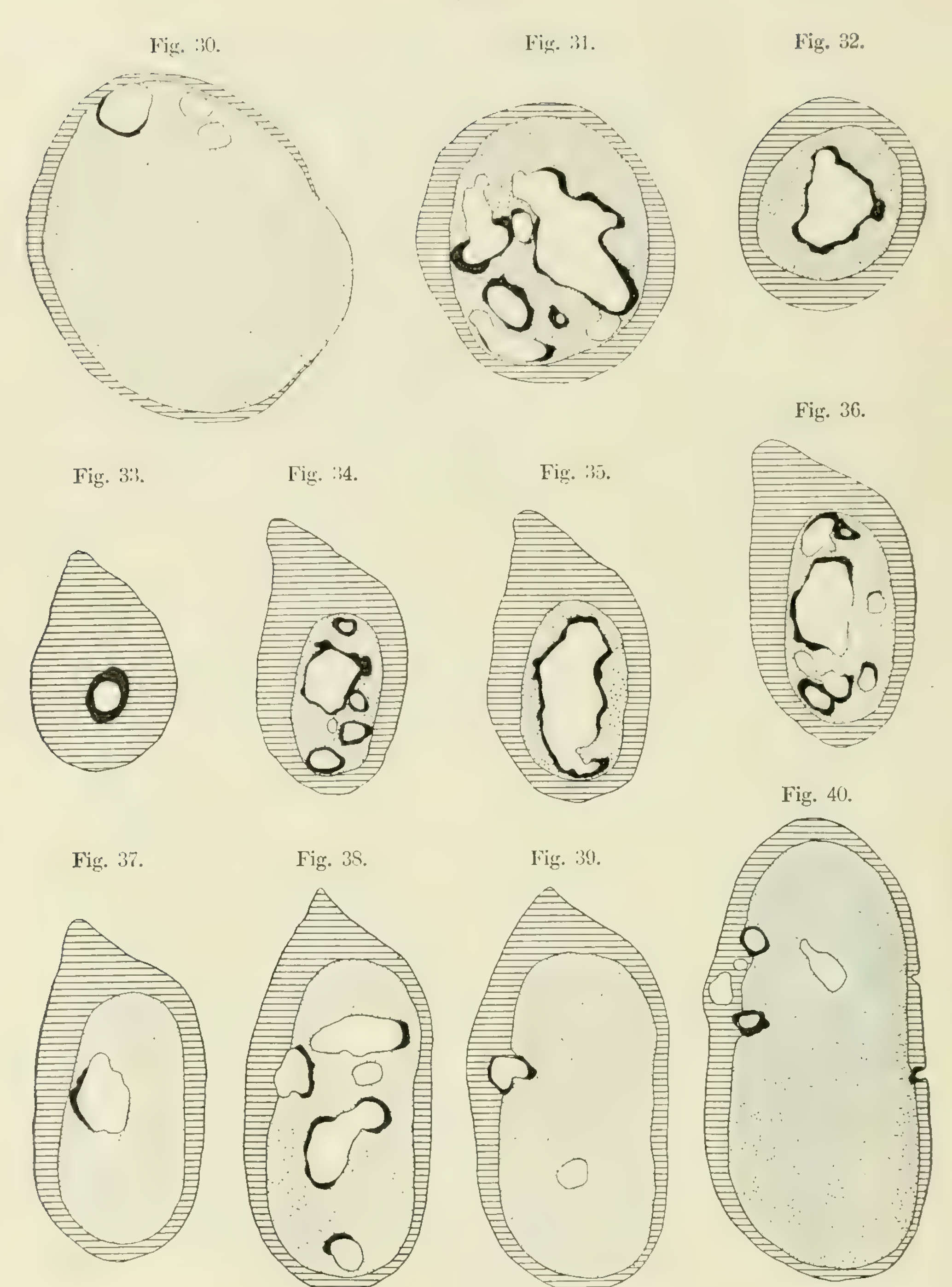
Der Bau der Unterarmknochen stimmt im großen und ganzen mit dem des Humerus überein. Die Pseudofaserungen im hyalinen Epiphysenknorpel sind gering, die grobfaserige Struktur des periostalen Knochens und der Uebergang von Bindegewebsbündeln des Periost in den grobfaserigen Knochen stellenweise besonders deutlich. Der axiale Knorpelstab bleibt in der ganzen Länge der Ulna erhalten, während er in der Gegend der Diaphysenmitte am Radius für eine kurze Strecke völlig unterbrochen ist wie am Humerus. Die dünnste Stelle des knorpeligen Achsenstabes der Ulna liegt, soweit sich dies mit einiger Genauigkeit feststellen läßt, etwas distal von der Mitte der Diaphyse. In der Verteilung der Gefäßkanäle zeigen die beiden Unterarmskelettstücke bemerkenswerte Verschiedenheiten. Am proximalen Diaphysenende der Ulna finden sich Gefäßkanalmündungen in größerer Zahl. Die Kanäle verlaufen von dort schräg distalwärts nach der Diaphysenmitte zu, verbreiten sich innerhalb des Knorpels und schmelzen gegen die Diaphysenmitte zu einem einzigen Hohlraum zusammen, der, wie die übrigen Gefäß-

kanäle, von einer Schicht feinfaseriger Knochensubstanz ausgekleidet ist. Dieser Hohlraum entsendet eine Anzahl von Gefäßkanälen mittlerer Weite, die in verschiedenen Richtungen den dicken periostalen Knochen durchsetzen. Die Anordnung dieser mittleren Gefäßkanäle ist folgende: Ziemlich genau in der Mitte der Diaphysenlänge liegen einige Kanäle von direkt horizontalem, radiärem Verlauf. Proximal davon finden wir eine größere Zahl, distal davon nur wenige, die in schräger Richtung den Periostknochen durchsetzen, um den zentralen Hauptkanal zu erreichen. Die äußeren Mündungen der proximalen Kanäle liegen viel weiter von der Mitte der Diaphysenlänge entfernt, als die der distalen. Letztere liegen auch nur wenig distal von der dünnsten Stelle des Achsenknorpels. In der Tiefe des Periostknochens wird dessen konzentrische Schichtenfolge von den Gefäßkanälen durchbrochen, während sie in den oberflächlichen Lagen dem Verlauf der Gefäßkanäle folgt. Gegen das distale Ende der Diaphyse teilt sich der einfache zentrale Hohlraum wieder in mehrere kleinere Räume, die weiterhin in wechselnder Weise untereinander verschmelzen und endlich blind endigen lange vor der distalen Diaphysen-Epiphysengrenze. Abgesehen von der bereits erwähnten mittleren Gruppe der Gefäßkanäle, fehlen im ganzen distalen Abschnitt der Diaphyse Verbindungen der im axialen Knorpel gelegenen, von einer dünnen Schicht feinfaseriger Knochensubstanz mehr oder weniger vollständig ausgekleideten Räume durch den periostalen Knochenmantel hindurch mit der Umgebung.

Die Verhältnisse am Radius werden am besten verständlich durch die hier beigefügten Figuren 30—40, die in schematischer Weise eine unvollständige Querschnittserie zur Darstellung bringen. Wir sehen daraus, daß, wie bereits oben erwähnt wurde, der Achsenknorpel auf eine kurze Strecke, die wahrscheinlich seiner dünnsten Stelle entspricht, zerstört und durch einen Gefäßkanal ersetzt wurde (Textfig. 33). Das proximale Stück des erhaltenen Diaphysenachsenknorpels ist ganz wenig kürzer als das distale. Gefäßkanäle verbreiten sich durch die gesamte Diaphyse. Sie gehen sämtlich vom distalen Diaphysenende aus. Hier finden sich allein Kanalmündungen, die recht eng sind und in größerer Anzahl ziemlich dicht beieinander liegen. Der Verlauf der verästelten und anastomosierenden, an Weite sehr wechselnden Kanäle ist ein sehr unregelmäßiger, wie aus den Figuren hervorgeht. Wir sehen, daß die Zahl und die Form der auf dem Querschnitt sichtbaren Gefäßkanäle sehr wechselt: bald finden wir nur einen oder wenige, bald eine größere Zahl. Gelegentlich kommen blinde Endigungen vor. Proximal von der Diaphysenmitte löst sich der einfache Achsenkanal auch wieder in eine größere Zahl von Aesten auf, die sich bis nahe an die proximale Diaphysen-Epiphysengrenze ausdehnen und hier blind endigen.

Die Carpalelemente bestehen durchweg aus hyalinem Knorpel, der keinerlei Pseudofaserungen aufweist.

Von den vorhandenen 4 Metarpalien sind I, III und IV (vom Radial- nach dem Ulnarrand gezählt) außerordentlich einfach gebaut, ebenso die sämtlichen Phalangen. Wir finden hier einen in der Mitte schlanken, an den beiden Enden angeschwollenen Stab aus hyalinem Knorpel, der in der Ausdehnung der Diaphyse entweder nur an der Oberfläche oder, bei geringem Durchmesser, auch auf dem ganzen Querschnitt verkalkt ist. Den mittleren Teil dieses Knorpel-



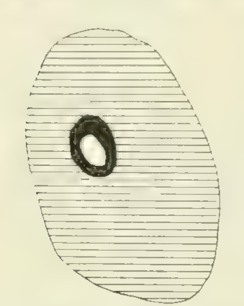
Figg. 30—40. Menopoma alleghaniensis, Radius. Querschnitte aus einer Serie, Fig. 30 ist 27 Schnitte vom proximalen, Fig. 40 ist 25 Schnitte vom distalen Diaphysenende entfernt, Schemata. Vergr. 47,5:1.

stabes umhüllt ein Mantel von grobfaseriger Knochensubstanz. Dieser ist etwa in der Mitte der Diaphyse am dicksten und nimmt gegen die Enden immer mehr ab. Sein histologischer Aufbau, sowie die Beziehungen zum Periost bedürfen keiner weiteren Erörterung. Das Bild stimmt also durchaus überein mit dem Humerus von Proteus. Nur ließ sich eine innerste Knochenlage aus feinen zirkulären Fasern hier nicht mit Sicherheit nachweisen.

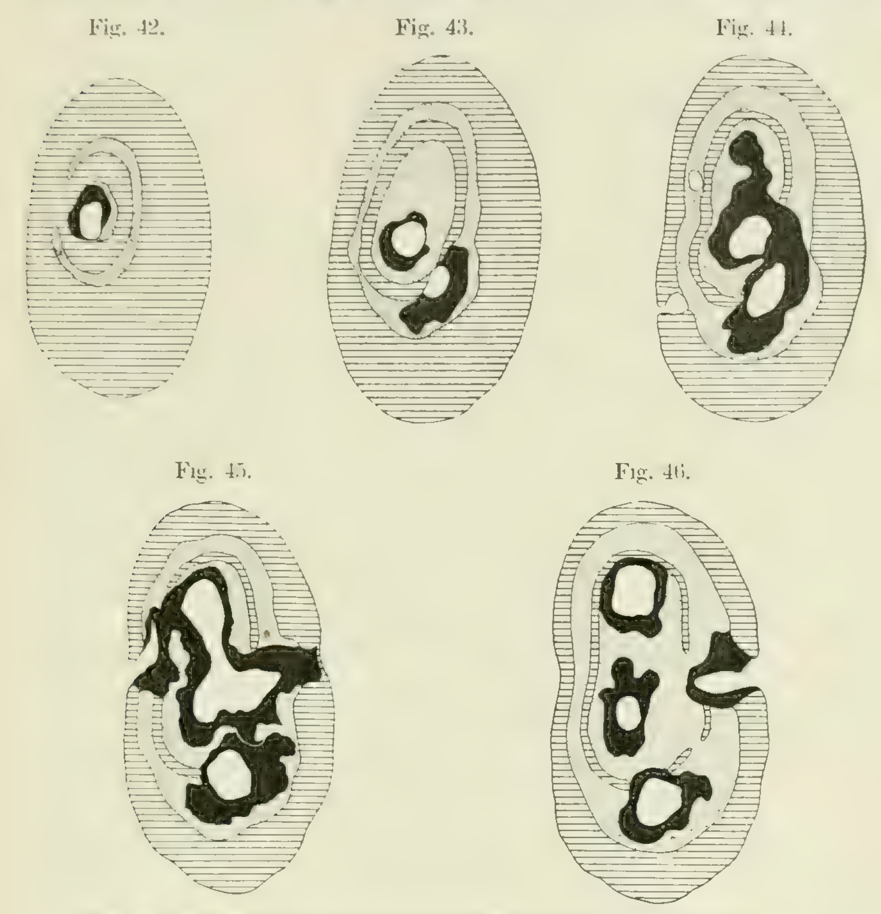
Besondere Eigentümlichkeiten zeigen die Mittelphalanx III und das durch seine Länge ausgezeichnete Metacarpale II. Der Dorsalseite der Mittelphalanx III liegt, etwas nach dem vierten Strahl zu, ein nach beiden Enden zugespitztes, schlankes Knorpelstäbchen an, das sich durch 11 Schnitte à 25 μ hindurch verfolgen läßt, also etwa 275 μ lang ist. Es liegt in eine Rinne der grobfaserigen periostalen Knochenschale zum Teil eingebettet. Beziehungen zu dem zentralen Knorpelstab sind ausgeschlossen. Histologisch erweist sich der Knorpel als ein lockeres, großblasiges Gewebe, dessen weite Knorpelhöhlen nur durch ganz schmale Brücken von Intercellularsubstanz getrennt sind.

Das Metacarpale des zweiten Strahles erstreckt sich im ganzen über 266 Schnitte von 25 μ Dicke. Es hat also eine Länge von 6,65 mm. Davon entfallen 26 Schnitte = 0,65 mm auf die distale Epiphyse und 53 Schnitte = 1,325 mm auf die proximale Epiphyse. Beide Epiphysen bestehen aus hyalinem Knorpel und zeigen keine besonderen Eigentümlichkeiten. Der zwischen den beiden Epiphysen gelegene Diaphysenteil des Metacarpale ist von einer Schale aus grobfaseriger Knochensubstanz umhüllt und zeichnet sich durch seinen Bau beträchtlich vor den anderen Skeletteilen von Menopoma aus. Wir schildern den Bau zuerst nach den Bildern der Querschnittserie und suchen uns dann aus diesen eine plastische Vorstellung zu erwerben. Die gesamte Länge der Diaphyse beträgt 4,675 mm. Davon zeigen die proximalen 103 Schnitte = 2,575 mm, also etwa die proximale Hälfte, einen leicht übersichtlichen, einfachen Befund, der nicht wesentlich von dem des Humerus abweicht. Am proximalen Beginn der Diaphyse sehen wir auf dem Querschnitt als umfangreichsten Bestandteil des Skeletteiles eine hyaline Knorpelmasse, die aus der Epiphyse her sich fortsetzt und an der Oberfläche verkalkt ist, d. h. mit Hämatoxylin resp. Hämalaun sich dunkelblau färbt; sie wird von einer Schicht grobfaseriger Knochensubstanz umschlossen. Dies Bild bleibt erhalten in einer Ausdehnung von 60 Schnitten = 1,5 mm; nur wird der Knorpel immer geringer, die Verkalkung ergreift den ganzen Querschnitt und die oberflächliche Lage von grobfaseriger Knochensubstanz nimmt an Dicke zu. Dann tritt im Innern des Knorpels ein kleiner Hohlraum auf, der Gefäßschlingen und Bindegewebe enthält. Bald erscheinen daneben andere Hohlräume, die in wechselnder Weise sich untereinander verbinden zu buchtigen Räumen und auch wieder voneinander trennen. An der Wand dieser Räume lagert sich feinfaseriger Knochen in dünnen Schichten ab. Je mehr man sich der Diaphysenmitte nähert, um so einfacher wird das Bild. Der Knorpel nimmt immer mehr ab und ebenso die in seinem Innern gelegenen Hohlräume. Schließlich finden wir nur einen etwas exzentrisch gelegenen Raum von ca. 75 μ Durchmesser, umgeben von einer 30 μ dicken Schicht feinfaseriger Knochensubstanz, und an diese direkt anschließend den periostalen Mantel grobfaseriger Knochenmasse, der im Mittel eine

Dicke von 225 μ besitzt. Es fehlt hier also der Knorpel vollständig, aber nur in einem einzigen Schnitt, der ungefähr die Diaphysenmitte bezeichnet und die Grenze zwischen dem 2,575 mm langen proximalen und dem 2,1 mm langen distalen Teil der Diaphyse bildet (Textfig. 41). Verfolgen wir nun weiter die Querschnitte durch letzteren, so sehen wir, daß sogleich der Knorpel zwischen grobfaseriger und feinfaseriger Knochensubstanz wieder auftritt und an Umfang zunimmt. Eine weitere wichtige Veränderung macht sich bereits nach 10 Schnitten, also 250 μ von der morphologischen Diaphysenmitte entfernt, bemerklich. Es erscheint nämlich innerhalb der grobfaserigen Knochenmasse ein Bezirk, in welchem die Grundsubstanz homogen aussieht, die Zellhöhlen besonders groß und rundlich sind und an Zahl auffällig zunehmen. Dieser Bezirk dehnt sich in den folgenden Schnitten immer mehr aus zu einem schmalen ringförmigen Streifen, der die grobfaserige Knochensubstanz in eine schmale, innere und eine breitere äußere Zone zerlegt. Die zahlreichen, großen, rundlichen Zellhöhlen erinnern sehr an die zelligen Elemente des Knorpels, die Grundsubstanz färbt sich aber rötlich wie der Knochen, während der verkalkte Knorpel in der Achse dunkelblau aussieht. Bald aber verschwindet auch dieser Farbenunterschied, und der innerhalb der grobfaserigen Knochensubstanz aufgetretene Ring nimmt deutlich das Aussehen von Knorpelgewebe an, das sich ziemlich scharf nach außen und innen gegen den grobfaserigen Knochen absetzt. Wir erhalten also jetzt folgendes Querschnittsbild: Innerhalb einer rundlich begrenzten Knorpelzone liegt ein mit Bindegewebe und Gefäßen erfüllter Hohlraum, der von einer Schicht feinfaseriger Knochensubstanz ausgekleidet wird. Das gesamte Knorpelterritorium umschließt ein dünner Ring von grobfaserigem Knochen; nach außen folgt weiter ein schmaler Ring von Knorpel und dann endlich wieder eine breite Zone von grobfaseriger Knochensubstanz, die nach außen innig mit dem Periost zusammenhängt und eine viel gröbere Struktur besitzt als der innere Ring aus grobfaseriger Knochensubstanz (Textfig. 42 bis 44). Dieses System von Ringen wird nun außerdem durchbrochen durch Gefäßkanäle, die von außen her eindringen zur Verbindung mit dem zentralen Hohlraum. Auch diese Kanäle sind von feinfaseriger Knochensubstanz ausgekleidet. Die erste Mündung eines solchen Kanals, der aber nur die äußerste Knochenschicht durchsetzt und dann im äußeren Knorpelring blind endigt, liegt 625 μ von der morphologischen Diaphysenmitte entfernt. Bald folgen dann noch 2 Gefäßkanäle, die bis zum zentralen Hohlraum vordringen (Textfig. 45, 46). Niemals ließ sich feststellen, daß die Knochenschichtung dem Verlauf der Gefäßkanäle sich anschließt. Sie wird vielmehr einfach von diesen durchbrochen. Etwa 800 μ von der morphologischen Diaphysenmitte entfernt liegt die letzte der drei vorhandenen Gefäßkanalmündungen, die ziemlich radiär in den Knochen sich einsenken. Wieder ca. 100 μ weiter distalwärts ist der innere Ring von grobfaserigem Knochen nicht mehr nachweisbar. Er schwindet allmählich, indem er immer


Fig. 41. Menopoma alleghaniensis, Metacarpale III. Querschnitt, etwa Gegend der Diaphysenmitte, Schema. Vergr. 47,5 : 1.

dünner und von den durchtretenden Gefäßkanälen in einzelne Bruchstücke zerlegt wird. Wir haben dann auf den Querschnitten des distalen Diaphysenabschnittes wieder einfachere Verhältnisse: Einen ovalen Knorpelbezirk, der mehrere unregelmäßig buchtige, von feinfaserigem Knochen ausgekleidete Hohlräume umschließt, und nach außen davon einen Ring grobfaseriger Knochensubstanz. Je mehr



Figg. 42—46. Menopoma alleghaniensis, Metacarpale II. Querschnitte aus einer Serie durch die distale Hälfte der Diaphyse, Schemata. Vergr. 47,5 : 1.

der Knorpel sich vergrößert, um so mehr vermindert sich der grobfaserige Knochenmantel. Aber auch die gefäßführenden Hohlräume werden immer kleiner und enden schließlich blind. In einer Entfernung von 1,32 mm von der morphologischen Diaphysenmitte sind sie völlig verschwunden. Von da an besteht das distale Ende des Metacarpale II nur noch aus Knorpel und grobfaseriger Knochensubstanz. In dieser Gegend erscheint aber ein weiterer Punkt bemerkenswert. Ungefähr gleichzeitig mit dem Aufhören der gefäßführenden Hohlräume im zentralen Knorpel macht sich hier eine Grenzlinie innerhalb des Knorpels, allerdings nur sehr undeutlich,

bemerklich durch verschiedene Anordnung der Knorpelzellen und abweichende Reaktion der Grundsubstanz auf die angewandten Farbstoffe. Durch diese Grenzlinie wird von dem ovalen Knorpel mit sehr stark überwiegendem langen Durchmesser etwa ein Drittel abgespalten, und zwar das nach dem Metacarpale III zu gelegene. Diese Grenzlinie wird distalwärts immer deutlicher, indem noch feine Spalträume in der Grundsubstanz des Knorpels auftreten und anscheinend auch ein kleiner Fortsatz des periostalen Knochenmantels in dieser Richtung sich erstreckt. Innerhalb der Epiphyse verschwindet die Grenzlinie allmählich wieder. Im ganzen ist die Spaltung des Knorpels deutlich kenntlich in einer Ausdehnung von etwa 40 Schnitten = 1 mm Länge.

Aus diesen Befunden der Querschnittserie ergibt sich folgendes plastische Bild vom Aufbau des Metacarpale II: Die Grundlage des Skeletteiles bildet ein Knorpelstab, der in der Mitte schlank, an den beiden Enden verdickt ist. Der hyaline Knorpel verkalkt an der Oberfläche der Diaphyse, resp. in den schlanken Abschnitten auch auf dem ganzen Querschnitt. Die Diaphyse wird von einem dünnen Mantel von grobfaserigem Knochen umhüllt. Dieser wird in der distalen Diaphysenhälfte zum Teil überlagert durch eine pilzhutförmige Wucherung des distalen Epiphysenknorpels, und im weiteren Fortschreiten des Längen- und Dickenwachstums wird auch ein Teil dieser Knorpelwucherung in die Diaphyse miteinbezogen und von einer Schicht grobfaseriger Knochensubstanz umhüllt. Anscheinend erst ziemlich spät sind in dem distalen Diaphysenabschnitt 2 Gefäßkanäle aufgetreten, die etwa in der Mitte dieses Abschnittes die beiden periostalen Knochenschichten und den Knorpel durchsetzten, um sich unter mannigfacher Verästelung in dem axialen Knorpelstab sowohl in proximaler wie in distaler Richtung zu verbreiten. An ihren Wandungen erfolgte die Abscheidung von feinfaseriger Knochensubstanz. An den Enden schreitet das Wachstum und die Zerstörung des Knorpels fort. In der Gegend der Diaphysenmitte ist der Knorpel auf eine ganz kurze Strecke gänzlich zugrunde gegangen. Ein dritter Gefäßkanal steht offenbar noch ganz am Anfang seiner Bildung. Befunde am distalen Abschnitt des Metacarpale II sprechen dafür, daß hier ein nach dem Metacarpale III zu gelegenes Knorpelstückchen assimiliert wurde.

Längsschnitte durch das ca. 23 mm lange Femur desselben Tieres zeigen, daß hier annähernd dieselben Verhältnisse vorliegen wie am Humerus. Ein wichtiger Unterschied liegt darin, daß die Knorpelachse des Femur in ihrer ganzen Länge erhalten geblieben ist (vgl. Taf. 4, Fig. 17). Sie besitzt einen geringsten Durchmesser von 210 μ. Die Stelle des geringsten Durchmessers liegt hier etwa in der Mitte des Skeletteiles und der Diaphyse. In dieser Gegend ist auch der Periostknochen am dicksten. Sein mittlerer Durchmesser beträgt 650 μ. Gefäßkanäle verbreiten sich in sehr mannigfaltiger Ausbildung innerhalb des Knorpelstabes, der zum großen Teil, mindestens an der Oberfläche, verkalkt ist und in der näheren Umgebung der gefäßführenden Hohlräume Anzeichen von Sklerose aufweist. Die Gefäßkanäle besitzen meist in ihrem mittleren Abschnitt eine wechselnd dicke Auskleidung von Markknochen, Anfangs- und Endstück entbehren desselben. Die Dicke des Markknochens kann bis zu ca. 100 μ betragen. Der Inhalt der Gefäßkanäle ist nicht gut erhalten; er

besteht offenbar aus einem lockeren, zellarmen Bindegewebe, das nicht den Charakter des Knochenmarkgewebes besitzt. Die Mündungen der ziemlich zahlreichen Gefäßkanäle verteilen sich auf drei Gruppen, deren eine der Mitte, die beiden anderen je dem proximalen und distalen Ende der Diaphyse entsprechen. Die Kanäle der letzteren beiden Gruppen sind schräg nach der Diaphysenmitte zu gerichtet, während die mittleren Kanäle im ganzen radiär verlaufen. Sehr ausgeprägt sind auch hier wie am Humerus die sogenannten Pseudofaserungen im Hyalinknorpel der massiv knorpeligen Epiphysen. Die Anordnung der Fasern ist eine recht unregelmäßige. Namentlich finden sich sehr ansehnliche Fibrillenbildungen an der Diaphysen-Epiphysengrenze in querem oder schwach bogenförmigem, gegen die Diaphysenmitte konvexem Verlauf. Das Periost stellt an den Diaphysenenden eine recht dicke Schicht von dicht gefügtem Bindegewebe dar. Seine teils gröberen, teils feineren Fibrillen setzen sich in die Grundsubstanz des Epiphysenknorpels fort und überlagern das dem Epiphysenknorpel sich anschmiegende Ende des periostalen Knochenrohres. Knorpelzellen waren in der Gegend der sogenannten Ossifikationsgrube zwischen den Bindegewebsbündeln nicht zu erkennen, auch eine Proliferationszone des Achsenknorpels an entsprechender Stelle nicht deutlich. An der Oberfläche des mittleren Diaphysenteiles erscheint das Periost als eine ganz dünne, lockere Bindegewebsschicht. Eine seitliche Apophyse des Femur hat offenbar denselben Bau wie dieses selbst.

3. Amphiuma means.

Material: 2 Exemplare, 1) Gesamtlänge 500 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 380 mm, rechte Vorderextremität, Querschnittserie, Schnittdicke 20—30 μ; linke Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Unterschenkel und Fuß, Schnittdicke 25 μ; 2) Gesamtlänge 300 mm, Schnauzenspitze—Kloake 212 mm; rechte Vorderextremität, Querschnittserie bis Mitte des Unterarmes, Schnittdicke 25 μ.

Offenbar sind beide Exemplare noch jugendlich und keineswegs voll ausgewachsen, da Leunis und Gadow die Gesamtlänge auf ca. 1 m angeben, während diese nach Boulenger (1882) 755 mm, die Entfernung von der Schnauze bis zur Kloake 575 mm beträgt.

Aus den Längsschnitten durch das 8 mm lange Femur des großen Exemplares ersehen wir einen ganz einfachen, primitiven Bau. Durch die Achse des ganzen Skeletteiles zieht sich kontinuierlich ein knorpeliger Stab hindurch, der, in den mittleren Partien schlank, gegen die beiden Enden hin anschwillt. Der geringste Durchmesser des Knorpelstabes beträgt etwa 0,1 mm. In der Epiphyse steigt der Durchmesser bis auf mindestens das Zehnfache. Die dünnste Stelle liegt nicht in der Mitte des Stabes, sondern 3 mm vom proximalen, 5 mm vom distalen Ende entfernt. Eine kompakte Schicht von Knochengewebe umhüllt die Diaphyse des Knorpelstabes. Sie ist am dicksten dort, wo letztere den geringsten Durchmesser besitzt, und wird nach beiden Enden zu immer dünner. Die größte Dicke des Periostknochens beläuft sich auf 220 μ.

Der Achsenknorpel ist zwar infolge der Konservierung ziemlich stark geschrumpft, aber in seinen histologischen Charakteren recht wohl übersichtlich. Er hat durchweg hyaline Beschaffenheit und zeigt nur an der Oberfläche in der Ausdehnung der Knochenschale

eine durch dunkelblaue Färbung sich kundgebende Verkalkung. In der Epiphyse sind die zahlreichen rundlichen Knorpelhöhlen ohne bestimmte Anordnung eingelagert in eine mit Eosin sich recht lebhaft färbende, nicht sehr reichliche Grundsubstanz. Innerhalb der letzteren sind nahe der Diaphysengrenze schwache, in querer Richtung ausgedehnte Pseudofaserungen zu erkennen. Am Uebergang von Epiphyse zu Diaphyse findet sich eine schmale Zone von dicht gehäuften, meist kleinen Knorpelzellen. Sie sind nur durch ganz geringe Mengen von Grundsubstanz voneinander geschieden und bilden einen Streifen, der quer zwischen den Rändern des Knochenrohres hinzieht, leicht guirlandenartig nach der Diaphysenmitte zu vertieft. Jenseits dieses Streifens sind die Knorpelzellen sehr groß, undeutlich in Längsreihen angeordnet, durch eine geringe Menge leicht bläulich gefärbter Grundsubstanz getrennt, so daß der Achsenknorpel hier ein sehr großblasiges Aussehen besitzt.

An dem Knochenmantel der Diaphyse ist ein Aufbau aus feineren und gröberen Fibrillenbündeln leicht zu erkennen. Sehr deutlich sind Faserungen, die vom Periost her in der Gegend der Diaphysenenden schräg gegen die Diaphysenmitte zu einstrahlen. Die Knochenhöhlen sind groß, mit einzelnen Ausläufern versehen und meist mit ihrer Längsachse parallel der Längsrichtung des Skelettteiles angeordnet. Im übrigen scheinen sie keine bestimmte Gruppierung zu besitzen.

Gefäßkanäle fehlen. Das Periost ist eine etwa 30 µ-dicke Schicht von sehr dichtem, derbem Bindegewebe mit ovalen Kernen. Es hängt offenbar sehr innig mit der Oberfläche des Knochens zusammen durch Fasern, welche, wie bereits erwähnt, in diesen übertreten. Typische Osteoblasten sind nicht zu sehen, sondern nur einzelne längliche Bindegewebskerne. Die Beziehungen zwischen Knorpel, Knochen und Bindegewebe am Ende des Knochenrohres in der Gegend der sogenannten Ossifikationsgrube sind infolge der Schrumpfung des Präparates nicht recht zu übersehen. Anscheinend geht das Periost ohne scharfe Grenze in den Knorpel über, und es entspricht dem Rand des Knochenrohres eine Proliferationszone des Knorpels, die sich in den oben erwähnten guirlandenartigen Streifen dicht gelagerter Knorpelzellen fortsetzt. Die Verbindung zwischen Oberschenkel und Unterschenkel kommt durch ein faserknorpeliges Gewebe zustande, das sich kontinuierlich in den hyalinen Epiphysenknorpel fortsetzt.

Ebenso wie das Femur verhalten sich die Tibia, alle Metatarsalia und Phalangen. Aus hyalinem Knorpel bestehen die Tarsalia. Faserknorpeliges Gewebe setzt alle Skeletteile in einen kontinuierlichen Zusammenhang untereinander. Die Fibula weist nur insofern eine Besonderheit auf, als hier, etwa entsprechend der Diaphysenmitte, offenbar aber etwas näher am distalen Ende, eine kleine Gefäßschlinge auf eine ganz kurze Strecke in die periostale Knochenschale eindringt. Der Gefäßkanal ist relativ breit, aber ganz flach und besitzt zwei einander nahe benachbarte Außenmündungen. Es ist nicht zu entscheiden, ob das Gefäß beim Dickenwachstum des Knochens mitumschlossen wurde oder sich durch Resorption seinen Weg in den Knochen hinein bahnte.

Der etwa 2,5 mm lange Humerus des zweiten noch jugendlichen Tieres ist in seinem Aufbau ein ziemlich getreues Abbild des

eben geschilderten Femur. Ihm liegt ein Knorpelstab zugrunde, der ziemlich genau in der Mitte seiner Länge den geringsten Durchmesser von 70 μ besitzt. Die kompakte Knochenschale besteht aus grobfaserigem Knochengewebe. Ihre mittlere Dicke beträgt in der Gegend der Diaphysenmitte 50 μ. Gefäßkanäle fehlen. Die Beinhaut wird von einer dicht gefügten Bindegewebslage gebildet, die um die mittleren Partieen des Skeletteiles bis zu 15 μ dick ist und gegen die Diaphysenenden zu noch ansehnlicher erscheint. In übereinstimmender Weise verhalten sich auch Radius und Ulna.

Wesentlich abweichende Einrichtungen zeigt aber der 7 mm lange Humerus des ersten größeren Exemplares. Hier erfahren wir, daß der ursprünglich kontinuierliche Achsenstab in späteren Entwicklungszuständen nicht vollständig erhalten bleibt, sondern innerhalb der distalen Hälfte des Humerus zum Teil eingeschmolzen wird. Seine Spuren lassen sich aber noch durch den ganzen Humerus hindurch verfolgen. Die engste Stelle des Knorpelstabes mit einem Durchmesser von 100 μ liegt etwa an der Grenze von proximalem und mittleren Drittel des Humerus, soweit sich dies aus der vorliegenden Querschnittserie mit Exaktheit berechnen läßt.

Nach den beiden Enden zu schwillt der Knorpelstab kolbig an und stellt die Epiphysen mit den Gelenkenden des Humerus dar. Der Knorpel hat durchweg hyaline Beschaffenheit. Pseudofaserungen wurden hier nirgends beobachtet. Die Knorpelzellen liegen überall recht dicht beieinander. In der Diaphyse sind die Knorpelhöhlen größer als in den Epiphysen, und indem gegen die Diaphysenmitte die Grundsubstanz zwischen ihnen immer spärlicher wird, erhält der Knorpel ein großblasiges Aussehen. Eine dunkelblaue Färbung der Grundsubstanz deutet auf Verkalkung, die in den dünnsten Teilen des Knorpels den ganzen Querschnitt betrifft, nach den Epiphysen zu aber immer mehr auf die Oberfläche sich beschränkt und schließlich an der Grenze von Epiphyse und Diaphyse verschwindet. Auch hier beobachten wir, daß die Grundsubstanz des Epiphysenknorpels durch Eosin eine kräftige rötliche Färbung annimmt, während sie in der Diaphyse einen bläulichen Ton bekommt.

Soweit die Verkalkung reicht, also in der Ausdehnung der Diaphyse, wird der Knorpelstab von einer Knochenschale umhüllt, die proximal von der Diaphysenmitte am dicksten ist und nach den beiden Enden zu sich verjüngt. Der Durchmesser des Periostknochens ist in der Gegend seiner größten Dicke nicht in allen Radien gleich, so daß der axiale Knorpel exzentrisch liegt; er beträgt im Mittel 160 μ. Die Knochensubstanz hat im ganzen grobfaserige Beschaffenheit, wenn auch hier und da, namentlich in den zentralen Teilen, die Faserung so fein ist, daß sie nicht deutlich hervortritt. An einzelnen Stellen, namentlich nahe der Oberfläche, kommen sehr grobe Fibrillen vor. Die unregelmäßig gelagerten, ziemlich spärlichen Knochenzellen sind sehr groß und mit zahlreichen feinen, röhrenförmigen, stark verästelten Ausläufern versehen. Eine lamelläre Schichtung der Knochensubstanz ist nicht deutlich sichtbar. Es mag dies auf die Färbung zurückzuführen sein. Verschiedentlich kann man erkennen, daß eine innerste Schicht des Knochenzylinders, die dem Knorpel direkt aufliegt, sich durch ihre homogene oder sehr feinfaserige Struktur mit vorwiegend zirkulärer Faserrichtung abhebt. Sie hat eine annähernd gleichmäßige Dicke von 8 μ und scheint nirgends

Zellen einzuschließen. Eine Ossifikationsgrube ist, soweit dies an den nicht ganz quer geführten Schnitten kenntlich ist, ziemlich deutlich in Rinnenform ausgeprägt. Im Grund dieser Rinne stößt der Knochen direkt an den Knorpel oder es findet sich zwischen beiden eine geringe Menge von derbfaserigem Gewebe mit mehreren nahe zusammenliegenden Kernen. Außen setzen sich Fasern des Periostes direkt in die Knorpelgrundsubstanz fort. Im übrigen ist das Periost eine recht dünne unansehnliche Schicht von faserigem Bindegewebe mit ziemlich zahlreichen ovalen Kernen. Periost und Knochen hängen auf das innigste untereinander zusammen, und man sieht öfters, daß aus dem Periost in den Knochen Fasern übertreten, die bald longitudinal, bald radiär verlaufen.

Dieser höchst einfache Bau des Humerus erhält sich nur in dessen proximalem Teil, während in der distalen Hälfte durch das Auftreten eines großen Gefäßkanales die Verhältnisse komplizierter werden. Deren Uebersicht ist gestört durch beträchtliche Schrumpfungen des Präparates, die namentlich den zentralen Knorpel betreffen. In einiger Entfernung von der distalen Diaphysen-Epiphysengrenze bemerkt man auf der Querschnittserie zuerst eine kleine Grube an der Oberfläche des periostalen Knochenmantels. Diese Grube erscheint auch in den folgenden Querschnitten, entspricht also einer Rinne, deren Tiefe nach der Diaphysenmitte zu fortwährend zunimmt. Dabei wird zuerst der periostale Knochen völlig durchbrochen, so daß der Achsenknorpel bloßliegt. Die knöchernen Ränder der Grube sind etwas unregelmäßig geformt, offenbar durch Resorption entstanden. Weiterhin dringt die Grube auch in den Knorpel ein und erweitert sich mehr und mehr zu einem recht ansehnlichen Hohlraum. Dieser ist erfüllt von lockerem Bindegewebe und nicht recht deutlichen Gefäßschlingen. Zwischen den Bindegewebsfasern liegen hier und da ovale oder rundliche große Kerne, und vereinzelt sind auch mehrkernige Riesenzellen nachweisbar. Bald beginnt an den Wandungen der Grube die Auskleidung mit einer dicken Schicht von rötlich gefärbter Substanz, die ziemlich zahlreiche, rundliche oder spindelförmige Zellen ohne regelmäßige Anordnung einschließt. Diese Masse grenzt sich scharf gegen den grobfaserigen Knochen, nicht aber gegen den Knorpel ab, indem die rötliche Färbung mit verwaschenen Rändern in die dunkelblaue Farbe des verkalkten Knorpels übergeht. Auch die eingeschlossenen Zellen sehen vielfach den Knorpelzellen ähnlich. Fibrillen sind nicht deutlich zu erkennen innerhalb der Grundsubstanz, eine konzentrische Zeichnung fehlt. Dagegen beobachtet man zahlreiche feinste Lücken, Löcher und Spalträume. Wahrscheinlich liegt hier eine geringe Auskleidung von feinfaserigem Knochen vor, die bei dem schlechten, stark geschrumpften Konservierungszustand des Präparates verändert und von dem sklerosierten Knorpel nicht zu unterscheiden ist. Verfolgen wir die Querschnittserie weiter nach der Diaphysenmitte zu, so sehen wir, daß die Grube bald ihren Zusammenhang mit der Oberfläche verliert und zu einem Kanal wird, der unter Zunahme an Weite innerhalb des Achsenknorpels nach der Diaphysenmitte hin zieht. Es wird also der Gefäßkanal zunächst von einer Schicht feinfaserigen Knochens, dann von einem Knorpelring und schließlich von einem Mantel grobfaseriger periostaler Knochensubstanz umschlossen. Gelegentlich wird die knöcherne Wand des Gefäßkanales von einer Gefäßknospe durchbrochen, die als eine Ab-

zweigung des Hauptkanals in den Knorpel vordringt. Je mehr wir uns der Diaphysenmitte nähern, um so dicker wird der periostale Knochen, und um so mehr nimmt die Dicke des Knorpelringes und ebenso auch der feinfaserigen Knochenschicht ab. Allmählich verschwindet der Knorpel gänzlich; feinfaseriger Markknochen und grobfaseriger Periostknochen legen sich so dicht aneinander, daß sie nur schwer gegeneinander abzugrenzen sind. Weiterhin wird auch die feinfaserige Knochenwand des Gefäßkanals immer dünner und verschwindet schließlich ganz. Nunmehr sehen wir im Zentrum des Skeletteiles einen weiten Gefäßraum, der direkt von dem grobfaserigen Knochenmantel begrenzt wird. Gegen die Diaphysenmitte hin spitzt sich der Gefäßkanal zu. Es tritt wieder der Achsenknorpel in seiner Umgebung auf, und endlich läuft der Gefäßkanal in ein blindes Ende aus, das noch innerhalb der distalen Hälfte des Humerus liegt, also auch distal von der schmalsten Stelle des Achsenknorpels.

Sehr viel einfacher gebaut sind Radius und Ulna. Sie besitzen als Grundlage einen Stab aus hyalinem Knorpel, der sich vollkommen solide durch den ganzen Skeletteil hindurch erstreckt. In seinem mittleren Abschnitt ist er sehr dünn, nach den Gelenkenden zu schwillt er allmählich an. Der Knorpelstab ist von einem Mantel grobfaseriger Knochensubstanz umschlossen und an seiner Oberfläche verkalkt, soweit er mit dem Knochen in Berührung steht. Letzterer besitzt seine größte Dicke in der Nähe der Diaphysenmitte und nimmt nach beiden Enden hin kontinuierlich ab. Mit der Oberfläche des Knochens steht in innigem Zusammenhange eine dünne, nicht recht selbständige Schicht von kernreichem Bindegewebe, das als Periost dient. Gefäßkanäle fehlen und ebenso feinfaseriger Knochen. Die Epiphysenknorpel verlieren gegen das Ende hin ihre scharfe Abgrenzung gegen das Bindegewebe und gehen allmählich in eine Art faserknorpeligen Gewebes über, aus dem dann weiterhin wieder die Carpalia sich schärfer abgrenzen. Diese bestehen sämtlich aus hyalinem Knorpel und sind durch Faserknorpel miteinander verbunden. Gelenke fehlen hier überall. Die Metacarpalien und Phalangen sind nur verkleinerte Abbilder der Unterarmknochen.

Zusammenfassung: Cryptobranchiata.

Die Befunde bei den Cryptobranchiern stimmen trotz zahlreicher Unterschiede in den Einzelheiten doch in den Grundzügen miteinander überein und schließen sich direkt an die Einrichtungen bei den Phanerobranchiaten an. Sie zeigen aber letzteren gegenüber in der Ausbildung der Gefäßkanäle einen wesentlichen Fortschritt. Während wir nur bei einem Vertreter der Phanerobranchiaten Gefäßkanäle feststellen konnten, fehlen solche bei keiner Form unter den Cryptobranchiaten. Außerdem finden wir in zahlreichen Skeletteilen von Derotremen die Gefäßkanäle viel mächtiger entfaltet als jemals bei Phanerobranchiaten.

Als Typus für den überall noch erkenntlichen Grundplan des Baues der Skeletteile kann der Humerus von Proteus gelten: Ein Stab von hyalinem Knorpel, der in der Mitte schlank, nach beiden Enden zu sich verdickt und in seinem ganzen mittleren schlanken Abschnitt von einer Knochenschale umhüllt wird. Die Oberfläche des Knorpels ist überall dort verkalkt, wo sie mit der Knochenumhüllung

in Berührung tritt. Diese besteht aus einer Knochenmasse, die in der Hauptsache ein Geflecht von Fasern darstellt, von denen viele eine sehr grobe Beschaffenheit besitzen und aus zahlreichen feinen Fibrillen sich aufbauen. Eine lamellöse Schichtung dieser Knochensubstanz ist nur angedeutet. Die Zellen sind groß, unregelmäßig geformt und mit zahlreichen feinen Ausläufern versehen. Eine regelmäßige Anordnung kommt ihnen nur insofern zu, als ihre Längsachse der Längsachse des Skeletteiles, jedenfalls meistens, entspricht. Dieser grobfaserige Knochen ist ein Produkt des Periostes, welches stets mit der Knochenoberfläche in innigstem Zusammenhang bleibt. Offenbar werden Zellen und Fasern des Periostes beim Wachstum des Knochens in diesen aufgenommen und bilden dessen Hauptmasse. Typische Osteoblasten finden sich nirgends. Die Dicke des Periostes war in keinem Fall so beträchtlich wie bei den meisten Phanerobranchiaten. Es ist aus gröberen und feineren Fasern dicht gefügt und enthält in den Spalträumen ovale, längliche Kerne. Die Abgrenzung nach außen ist ebensowenig scharf wie nach innen. Eine innerste, zellenlose, dünne Knochenschicht aus zirkulär verlaufenden ganz feinen Fibrillen konnten wir bei den Cryptobranchiaten nirgends in solcher Deutlichkeit nachweisen wie bei den Phanerobranchiaten. Andeutungen einer solchen Schicht beobachteten wir aber mehr oder weniger deutlich am Humerus von Amphiuma, Femur und Endphalanx III der Hand von Cryptobranchus und Humerus von Menopoma.

Für diesen einfachsten, gänzlich unkomplizierten Aufbau der Skeletteile finden wir unter den Cryptobranchiaten eine ganze Reihe von Beispielen. Als solche sind zu nennen die meisten Skelettstücke eines mittelgroßen Exemplares von Amphiuma, nämlich Femur, Tibia, Metatarsalia, Metacarpalia, Radius, Ulna und sämtliche Phalangen der vorderen und hinteren Extremitäten, desgleichen Humerus, Radius und Ulna eines zweiten kleineren Amphiuma, ferner bei Menopoma die Metacarpalia I, III, IV und sämtliche Phalangen. Bei Cryptobranchus aber sind sämtliche Skeletteile durch den Besitz von Gefäßkanälen ausgezeichnet.

Ueberblicken wir nun die Beobachtungen über das Verhalten der Gefäßkanäle, so finden wir außerordentlich verschiedene Zustände nach Zahl, Weite, Länge, Verzweigung und Anastomosierung, sowie nach dem Ort der äußeren Mündung. In manchen Fällen finden wir nur einen Gefäßkanal, in anderen deren mehrere und in wieder anderen sehr zahlreiche. Die Weite der Gefäßkanäle wechselt in sehr beträchtlichen Grenzen, wenn man verschiedene Gefäßkanäle oder auch verschiedene Strecken desselben Kanals untereinander vergleicht. Auch die Länge der Kanäle ist außerordentlich verschieden. In manchen Fällen bleiben die Kanäle beschränkt auf das Gebiet des periostalen Knochens, meist aber dringen sie tiefer ein in den Skeletteil und verbreiten sich auf kürzere oder längere Strecken innerhalb des axialen Knorpels. Hier können sie bei geringer Anzahl einfach bleiben, oder meist, wenn sie in größerer Zahl vorhanden sind, sich verästeln und untereinander anastomosieren, so daß aus der Verschmelzung der Enden mehrerer Gefäßkanäle engere oder auch recht weite und buchtige Hohlräume entstehen. Endlich unterliegt auch die Lage und Verteilung der Gefäßkanäle auf die verschiedenen Gegenden des Skeletteiles großen Schwankungen. Bald finden sich die Mündungen in der Gegend des proximalen oder distalen Endes der Diaphyse, bald

an deren Mitte, oder an mehreren dieser Stellen gleichzeitig oder annähernd gleichmäßig über die Oberfläche der Diaphyse verteilt. Der Verlauf ist im allgemeinen derartig, daß die Kanäle vom proximalen wie vom distalen Diaphysenende schräg durch die Knochenschale nach der Diaphysenmitte zu vordringen, wobei aber auch rückläufige Aeste gegen die Epiphyse zu abgegeben werden, ohne in letztere selbst einzudringen, während die in der Gegend der Diaphysenmitte ausmündenden Kanäle in annähernd radiärer Richtung der Achse des Skeletteiles zustreben.

Neben diesen Verschiedenheiten bemerken wir die allen Gefäßkanälen gemeinsamen Charaktere. Ihr Inhalt besteht aus Blutgefäßschlingen, die von einem lockeren, nicht sehr zellreichen Bindegewebe begleitet sind. Fettzellen und Knochenmarkgewebe war nirgends zu sehen. Stets sind die Gefäßkanäle streckenweise ausgekleidet von einer wechselnd dicken Schicht einer Hartsubstanz, die den Charakter des feinfaserigen Knochens hat. Sie enthält niemals deutliche grobe Faserbündel[1], zeigt eine sehr ausgeprägte Zusammensetzung aus dünnen, konzentrisch geschichteten Lamellen und schließt abgeplattete, spindelförmige, ziemlich kleine Zellen ein, die nicht so zahlreiche und namentlich so grobe Verästelungen zu besitzen scheinen wie die Zellen des grobfaserigen Knochens. Diese feinfaserige Knochenschicht ist anscheinend das Produkt einer einfachen Lage ziemlich abgeplatteter Zellen, die der Innenfläche des Knochens nach dem Lumen des Gefäßkanals anliegt. Meist sind von diesen Zellen nur die länglichen ovalen Kerne zu sehen. Der feinfaserige Knochenbelag ist namentlich in den mittleren Abschnitten der Gefäßkanäle ausgebildet und wird nach dem Ende zu immer dünner, um dann endlich zu verschwinden. In der Umgebung der Gefäßkanäle und namentlich auch des feinfaserigen Knochenbelages scheint der bereits verkalkte Knorpel eine weitere Veränderung zu erleiden, sklerosiert zu werden. Es macht sich dies dadurch bemerklich, daß die Knorpelgrundsubstanz sich rot oder rötlich färbt und vielfach nicht mehr homogen, sondern körnig oder auch faserig strukturiert erscheint. Gegen diesen sklerosierten Knorpel läßt sich oft die feinfaserige Knochensubstanz, seltener die ebenfalls benachbarte grobfaserige (Cryptobranchus) nicht deutlich abgrenzen. Von einem genetischen Zusammenhang beider konnte ich mich aber nicht überzeugen.

Endlich versuchen wir die verschiedenen Verhältnisse der Gefäßkanäle nach Anzahl, Form und Verteilung übersichtlich zusammenzustellen. In einer ganzen Reihe von Skeletteilen fanden wir nur einen einzigen Gefäßkanal. Dieser ist am geringsten ausgebildet in der Fibula von Amphiuma. Er dringt hier etwa in der Gegend der Diaphysenmitte, vielleicht etwas distal von dieser, in den periostalen Knochenmantel ein und bleibt wegen seiner geringen Größe auf diesen beschränkt, während der axiale Knorpel nicht von ihm erreicht wird. Es fehlt hier auch eine Auskleidung mit feinfaseriger Knochensubstanz gänzlich. Etwas ansehnlicher ist der auf Fig. 5 abgebildete Gefäßkanal im Metatarsale III von Cryptobranchus. Seine äußere Mündung liegt in der distalen (oder proximalen?) Hälfte des Skelett-

[1]) Die anscheinend widersprechenden Befunde in der Grund- und Mittelphalanx der dritten Zehe von Cryptobranchus sind noch nicht genügend aufgeklärt und können hier unberücksichtigt bleiben.

stückes, von wo der kleine Kanal nach der Diaphysenmitte hinzieht, zum Teil auch innerhalb des Achsenknorpels sich ausbreitet. Sein feinfaseriger Knochenbelag ist recht gering. Aehnlich liegen die Verhältnisse im Metatarsale IV und in der Grundphalanx IV. Auch hier ließ sich die Lage der äußeren Mündung des Gefäßkanales zur Länge des Skeletteiles nicht feststellen. Sehr viel größer und weiter ist der ebenfalls einzige Gefäßkanal, der in der Richtung von distal nach proximal die distale Hälfte des Humerus am Amphiuma durchsetzt. Er dehnt sich bis in die Gegend der Diaphysenmitte aus, sein blindes Ende liegt aber noch etwas distal von der schmalsten Stelle des Achsenknorpels. Er zeigt bereits eine Andeutung von Verzweigung und ist stellenweise so umfangreich, daß er den ganzen Achsenknorpel verdrängt. An dieser Stelle tritt dann die wenig ansehnliche feinfaserige Knochenauskleidung dieses Gefäßkanals in direkte Berührung mit dem grobfaserigen Periostknochen.

Mehrere kleine Gefäßkanäle, die in ihrer Ausdehnung auf den periostalen Knochen beschränkt bleiben und nicht bis in den Achsenknorpel hineinreichen, wurden von uns bei Cryptobranchus in der Mittelphalanx IV und den Endphalangen III und IV der Vorderextremität beobachtet. Die beiden Gefäßkanäle der Endphalanx III münden nahe der Spitze des kegelförmigen Skeletteiles und verbreiten sich, einfach bleibend, in dessen distaler Hälfte. Sie besitzen streckenweise einen feinfaserigen Knochenbelag. Alle in dieser Zusammenstellung noch nicht erwähnten langen Skeletteile der Cryptobranchiaten, nämlich Femur, Humerus, Radius, Ulna und Metacarpale II von Menopoma, Femur, Humerus, Grund- und Mittelphalanx der dritten Zehe von Cryptobranchus, sind mit Gefäßkanälen in größerer Zahl ausgestattet, die an Umfang wechseln, sich verästeln und untereinander anastomosieren. Von den typischen Einrichtungen stark abweichende Verhältnisse zeigen Metacarpale II von Menopoma sowie Grund- und Mittelphalanx der dritten Zehe von Cryptobranchus. In allen diesen Fällen liegen offenbar nahe verwandte Zustände vor, Anpassungen an spezielle Aufgaben in der Verwendung des zweiten resp. dritten Strahles, die wir hier nicht näher untersuchen können und mit Rücksicht auf unser nächstes Ziel auch unberücksichtigt lassen dürfen.

In der Ulna von Menopoma sind die Gefäßkanäle namentlich in der proximalen Hälfte stark ausgebildet. Zahlreiche Kanäle ziehen von der Gegend des proximalen Diaphysenendes schräg durch den Skeletteil nach der Diaphysenmitte zu und vereinigen sich in dieser Gegend zu einem Kanal, der in der Längsrichtung den Achsenknorpel durchsetzt, dessen dünnste Stelle etwas distal von der Diaphysenmitte liegt. Eine zweite Gruppe von Gefäßkanälen durchsetzt den Periostknochen in der Gegend der Diaphysenmitte und ist auch hier wieder namentlich proximal von der dünnsten Stelle des Achsenknorpels am stärksten entfaltet. Im distalen Teil des Skelettstückes finden sich nur noch einige Ausläufer der proximalen Gefäßkanäle, aber keine Mündungen.

Fast genau umgekehrt liegen die Verhältnisse im zugehörigen Radius. Hier ist anscheinend der distale Abschnitt der Diaphyse jenseits der dünnsten Stelle des (nicht vollständig erhaltenen) Achsenknorpels etwas länger als der proximale. In diesem distalen Abschnitt liegen auch ausschließlich die Mündungen der Gefäßkanäle,

die sich von hier aus nach der Diaphysenmitte verbreiten und dort zu einem einfachen Achsenkanal verschmelzen. Aus diesem gehen im proximalen Teil der Diaphyse wieder zahlreiche Aeste hervor, die bis gegen die proximale Diaphysen-Epiphysengrenze reichen, wo sie blind endigen.

Es bleiben endlich noch zu besprechen die vier größten der von uns untersuchten Skeletteile, nämlich der 25 mm lange Humerus von Menopoma, das 23 mm lange Femur desselben Tieres, das 45 mm lange Femur und der 49 mm lange Humerus von Cryptobranchus. Diese alle zeichnen sich aus durch den Besitz sehr zahlreicher, weit verzweigter und anastomosierter Gefäßkanäle. Im Humerus von Cryptobranchus und Femur von Menopoma ist der Knorpelstab kontinuierlich durch die ganze Diaphyse hindurch erhalten geblieben, während im Humerus von Menopoma sowie auch im Femur von Cryptobranchus ein mittlerer Teil des Achsenknorpels völlig zerstört und durch einen Gefäßkanal mit feinfaseriger Knochenwand ersetzt ist. Ein solcher Gefäßkanal kommt in geringerer Ausbildung auch dem Humerus von Cryptobranchus zu. Im Femur von Cryptobranchus ist die zerstörte Strecke des Achsenknorpels nur 350 μ lang, im Humerus von Menopoma beläuft sie sich aber auf reichlich 2 mm. Der geringste Durchmesser des knorpeligen Achsenstabes wurde im Humerus von Cryptobranchus mit 230 μ, im Femur von Menopoma mit 210 μ festgestellt. In den beiden anderen großen Skeletteilen war der Durchmesser des axialen Gefäßkanals inklusive feinfaseriger Knochenwand nicht größer resp. geringer als der der erhalten gebliebenen Achsenknorpelstücke. Er beträgt am Femur von Cryptobranchus etwa 300 μ, im Humerus von Menopoma bei rundlichem Querschnitt 275 μ. Die Lage des kleinsten Querschnittes des Achsenteils (Knorpel resp. Gefäßkanal) in bezug auf die Gesamtlänge der Diaphyse ließ sich an den Präparaten von Cryptobranchus nicht mit wünschenswerter Genauigkeit ermitteln. Am Humerus von Menopoma aber wurde festgestellt, daß der geringste Durchmesser des axialen Gefäßkanals beträchtlich näher dem proximalen als dem distalen Ende der Diaphyse liegt, also proximal von der Mitte der Diaphyse sich befindet. Dagegen fällt am Femur von Menopoma die engste Stelle des knorpeligen Achsenstabes etwa mit der Mitte des Skeletteiles zusammen. Die äußeren Mündungen sind in allen vier großen Skeletteilen sehr zahlreich. Am Humerus und Femur von Menopoma war deutlich ersichtlich, daß die Gefäßkanalmündungen auf drei Gruppen verteilt sind, deren je eine am proximalen und distalen Ende der Diaphyse liegt, während die dritte, kleinste etwa der Diaphysenmitte entspricht. Aehnlich scheint das Verhalten am Humerus von Cryptobranchus zu sein, nur liegen über das distale Diaphysenende hier keine Erfahrungen vor. Mehr gleichmäßig über die Oberfläche verteilt sind anscheinend die Gefäßkanalmündungen am Femur von Cryptobranchus, doch trat auch hier eine proximale und distale Gruppe undeutlich hervor. Besonders bemerkenswert ist, daß die wenig zahlreichen mittleren Gefäßkanäle im Humerus von Menopoma größtenteils distal von der dünnsten Stelle des Achsenteiles liegen, so daß also der an Länge überwiegende distale Teil des Humerus auch reicher an Gefäßkanälen ist.

Das Periost fanden wir nirgends unter den Derotremen so dick wie bei den Phanerobranchiaten, aber ähnlich wie bei diesen als ein

dichtes Geflecht gröberer und feinerer Bindegewebsfasern mit eingestreuten ovalen Kernen in mittlerer Anzahl. Die in den Knochen eindringenden Gefäße sind von einem indifferenten lockeren Bindegewebe begleitet. Knochenmarkgewebe fanden wir nirgends ausgebildet. Einige Beobachtungen über die sogenannte Ossifikationsgrube brauchen wir hier nicht zu wiederholen, da wir nicht näher auf dieses Gebilde einzugehen beabsichtigen.

Fragen wir nunmehr nach der Entwicklung der bisher geschilderten Einrichtungen, so zeigen uns die Befunde am Humerus eines jugendlichen und eines etwas älteren Amphiuma, die hier und dort in den Gefäßkanälen beobachteten Riesenzellen (Humerus von Amphiuma I, Humerus von Menopoma, Femur von Cryptobranchus) und das Verhalten der Gefäßkanäle zu der konzentrischen Schichtung des Periostknochens, daß die Gefäßkanäle erst in späteren Stadien der Ossifikation durch Resorption von Periostknochen resp. Achsenknorpel entstanden sind. Die erste Anlage der Skeletteile ist, wie bei Phanerobranchiaten, ein kontinuierlicher, kompakter Knorpelstab, der später einen Mantel von grobfaserigem Periostknochen erhält. Dieser bildet sich wesentlich auf der Grundlage der Fasern und Zellen des Periostes und wächst anscheinend unbegrenzt weiter in die Länge und Dicke. Wir haben an seiner Außenfläche keine Osteoklasten beobachtet, die für Veränderungen der Außenform des Skeletteiles wirksam sind. Der Achsenknorpel bleibt im wesentlichen als Grundlage des Skeletteiles erhalten und vergrößert sich mit Hilfe einer Proliferationszone, die dem Rand der Diaphysen-Epiphysengrenze entspricht (Femur von Amphiuma und Cryptobranchus). Die Ablagerung des periostalen Knochens beginnt anscheinend sehr früh bei Amphiuma, denn hier beträgt der geringste Durchmesser des Achsenknorpels im Humerus und Femur nur 100 μ und in einem Humerus sogar nur 70 μ. Beträchtlich größer ist der geringste Durchmesser des Achsenknorpels resp. des ihn ersetzenden Gefäßkanales im Humerus und Femur von Menopoma und Cryptobranchus. Er schwankt zwischen 210 und 300 μ. Hier beginnt also offenbar die Abscheidung des Periostknochens viel später, was auch mit der beträchtlicheren Körpergröße dieser Formen zusammenhängen kann. Während bei dem jugendlichen Exemplar von Amphiuma die dünnste Stelle des Achsenknorpels etwa mit der Mitte der Diaphyse zusammenfällt, liegt sie im Humerus des älteren Tieres proximal davon. Wir müssen also annehmen, daß die distale Hälfte des Achsenknorpels stärker gewachsen ist als die proximale. Dieselbe Annahme gilt wohl auch für eine Reihe anderer Skeletteile, in denen wir konstatieren konnten, daß die dünnste Stelle des Achsenteiles nicht der Mitte der Diaphyse entspricht. Proximal von der Diaphysenmitte liegt die dünnste Stelle des Achsenteiles auch im Femur von Amphiuma, ferner im Humerus und anscheinend Radius von Menopoma, distal allein in der Ulna von Menopoma, während sie beim Femur von Menopoma mit der Diaphysenmitte zusammenfällt. Bei den anderen Skeletteilen war leider wegen der Schnittrichtung eine sichere Entscheidung dieser Frage nicht möglich.

Prüfen wir jetzt die allgemeineren Verhältnisse, mit denen die sehr verschiedenen Zustände der Gefäßkanäle Hand in Hand gehen, so finden wir zunächst, daß sie am geringsten ausgebildet und am einfachsten gestaltet sind bei Amphiuma, weiter verbreitet und komplizierter geformt bei Menopoma und auf anscheinend sämtliche

Skeletteile ausgedehnt und am reichsten entfaltet bei Cryptobranchus. Es nimmt also in dieser Reihe mit dem Körperumfang der Tiere auch die Verbreitung und Komplikation der Gefäßkanäle zu. Ein direkter Zusammenhang zwischen Ausbildung der Gefäßkanäle und absoluter Größe der einzelnen Skeletteile scheint zwar bei Menopoma und Cryptobranchus zu bestehen, gilt aber nicht für Amphiuma, wie wir dies früher auch schon bei Necturus gesehen haben. Der 7 mm lange Humerus von Amphiuma besitzt einen Gefäßkanal, während das 8 mm lange Femur dessen entbehrt. Die kürzere Fibula zeigt ebenfalls eine Andeutung eines Gefäßkanales. Wir müssen also annehmen, daß die Ausbildung von Gefäßkanälen beeinflußt wird durch den Körperumfang und wahrscheinlich das Alter eines Tieres, unter den Skeletteilen desselben Tieres aber nicht ausschließlich durch deren Umfang, sondern auch durch andere noch unbekannte Faktoren. Unter diesen könnte das Wachstum eine Rolle spielen. In denjenigen Skeletteilen, an denen sich durch die Lage der dünnsten Stelle des Achsenteiles zur Diaphysenmitte die Annahme begründen läßt, daß die eine Hälfte der Diaphyse rascher wächst als die andere, bemerken wir auch eine ungleichmäßige Verteilung der Gefäßkanäle resp. ihrer Mündungen. Am Humerus von Amphiuma wächst die distale Hälfte stärker als die proximale, und in ersterer liegt auch der einzige Gefäßkanal. Auch im Radius von Menopoma ist anscheinend die distale Hälfte der proximalen im Wachstum vorausgeeilt. Hier finden sich die Gefäßkanalmündungen nahe dem distalen Epiphysenende. Von hier aus sind die Gefäße in den Skeletteil eingedrungen und haben sich bis in den proximalen Abschnitt ausgedehnt. Das umgekehrte Verhältnis liegt in der Ulna von Menopoma vor, in welcher der proximale Abschnitt überwiegt. Auf diesen entfallen auch bei weitem die meisten Gefäßkanalmündungen, die sich im ganzen auf zwei Gruppen verteilen, nämlich eine proximale und eine mittlere. Letztere Gruppe liegt zum größten Teil proximal von der dünnsten Stelle des Achsenteiles. In dem Humerus von Menopoma verteilen sich die Gefäßkanalmündungen auf drei Gruppen, eine proximale, eine distale und eine mittlere. Letztere besteht nur aus wenigen Kanälen, die aber zum überwiegenden Teil distal von der dünnsten Stelle des Achsenteiles sich vorfinden. Dadurch erscheint der distale Teil des Humerus reichlicher mit Gefäßkanälen versorgt als der proximale, und die Lage der dünnsten Stelle des Achsenteiles zeigt gleichzeitig an, daß der distale Teil der Humerusdiaphyse der längere ist. Diese Beobachtungen lehren uns, daß offenbar derjenige Diaphysenabschnitt, der am schnellsten wächst, am reichlichsten mit Gefäßkanälen ausgestattet ist. Die Stelle des ersten Auftretens von Gefäßkanälen ist bei den von uns untersuchten Skeletteilen der Cryptobranchiaten anscheinend nicht konstant. In den mit einem oder wenigen Gefäßkanälen ausgestatteten kleinen und mittelgroßen Skeletteilen liegen deren Mündungen bald in der Mitte, bald proximal, bald distal nahe dem Ende der Diaphyse oder gleichzeitig in der Mitte und an einem Diaphysenende. Nur die ganz großen Skeletteile zeigen drei Gruppen von Gefäßkanalmündungen, eine mittlere, eine proximale und eine distale. Die Grenzen zwischen diesen Gruppen können verschwinden, wie am Femur von Cryptobranchus, so daß die Gefäßkanalmündungen mehr gleichmäßig über die Diaphysenoberfläche sich verteilen. Wir können also annehmen, daß der Reichtum an Gefäßkanälen in Abhängigkeit

steht von dem Körperumfang des betreffenden Tieres, von der Größe des Skeletteiles und von der Intensität des Wachstums im einzelnen Skeletteil. Andere Bildungsfaktoren sind jedenfalls vorhanden, aber noch nicht erkannt. Bei der Beurteilung der Gefäßkanalverbreitung in den Skeletteilen von Amphiuma ist zu berücksichtigen, daß die Extremitäten dieser Form im Verhältnis zur Körpergröße viel kleiner sind als bei den anderen Cryptobranchiaten, sie also offenbar einer Reduktion unterlegen sind.

Die kurzen Skeletteile des Carpus und Tarsus fanden wir bei Amphiuma, Menopoma und Cryptobranchus ganz aus hyalinem Knorpel aufgebaut, an dem keine Erscheinungen von Verkalkung oder Sklerose bemerklich waren.

B. Caducibranchiata, Salamandridae.

I. Lechriodonta.

a) Desmognathinae.

1. Desmognathus fuscus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 115 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 55 mm. Offenbar ausgewachsenes Tier, da Gesamtlänge nach Gadow (1901) 4—5 inches = 100—125 mm beträgt; Boulenger (1882) gibt als Gesamtlänge für ♀ 95 mm, für ♂ 125 mm an und als Abstand zwischen Schnauze und Kloake 44 resp. 63 mm; rechte Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Querschnittserie durch Vorderarm und Hand, Schnittdicke 20—25 μ.

Der etwa 5 mm lange Humerus besitzt einen sehr wenig kompakten Aufbau. Seine Diaphyse umschließt einen großen Markraum, dessen Wandungen verhältnismäßig dünn sind. Sein Durchmesser hat an der engsten Stelle, die innerhalb der proximalen Diaphysenhälfte liegt, eine Länge von etwa 200 μ. Nach unten hin, distalwärts, nimmt die Weite des Markraumes stark zu, proximalwärts dagegen nur wenig, um dann sogar mit der Annäherung an die proximale Epiphyse in der Gegend eines Collum humeri sich zu verringern. Distal liegt die Grenze des Markraumes genau am Ende der Diaphyse, proximalwärts aber dehnt sich der Markraum bis in den Humeruskopf hinein aus und erweitert sich hier wieder zu einem recht ansehnlichen, etwa kugeligen Hohlraum mit einzelnen flachen Ausbuchtungen. Im Innern des Markraumes liegen Blutgefäße, begleitet von einem Bindegewebsgerüst, das dicht erfüllt ist von dunkel gefärbten rundlichen Kernen. Verhältnismäßig sehr zahlreich finden sich große mehrkernige Riesenzellen sowohl im Innern wie auch in direktem Zusammenhang mit der Wand des Markraumes, die im übrigen von einer kontinuierlichen, einfachen Reihe langer ovaler Kerne bedeckt ist. Fettzellen werden nicht beobachtet. Die Markraumwand wird im Bereich der Diaphyse wesentlich aus periostalem und Markknochen gebildet. Die Grenze zwischen beiden ist auf dem Längsschnitt nicht überall deutlich, die grobfaserige Beschaffenheit des Periostknochens nur stellenweise ausgeprägt. Beide Knochenarten bilden nur verhältnismäßig dünne Schichten, da die gesamte Dicke der Markraumwand in der Gegend der engsten Markraumstelle proximal von der Mitte der Diaphyse, dort, wo der Knochen am

kräftigsten ausgebildet ist, 75 μ kaum überschreitet, in der Gegend der Diaphysenenden aber bei weitem nicht erreicht. Der Periostknochen ist namentlich in der proximalen Diaphysenhälfte ausgebildet und umfaßt an der Stelle der dicksten Knochenwand mindestens 65 μ von deren Durchmesser, so daß also hier auf den Markknochen höchstens 10 μ entfallen. Nach den beiden Diaphysenenden zu ändert sich das Verhältnis der beiden Knochenarten zueinander. Die Dicke des Periostknochens ist vornehmlich in der distalen Humerushälfte eine sehr geringe und der Markknochen verhältnismäßig sehr kräftig entfaltet. Er erreicht hier einen Durchmesser bis zu 30 μ. Nahe den Diaphysenenden zeigt der periostale Knochenmantel hier und da Unterbrechungen, so daß Teile des Markknochens direkt an die Oberfläche zu treten scheinen. Zwischen den beiden Knochenarten liegt, durch einen großen Teil der Diaphyse hindurch, eine meist nur ganz dünne Schicht von verkalktem Knorpel, die sich von den Epiphysen her in die Diaphyse hinein fortsetzt und nur auf einer kürzeren Strecke in der Umgebung der engsten Markraumstelle fehlt. Dieser Diaphysenknorpel besitzt sehr viel geringeren Umfang in der Gegend des schmalen proximalen als des breiteren distalen Diaphysenendes. Es endigt hier der Markraum mit mehreren kleinen Spitzen, die durch schmälere oder breitere, teilweise von Markknochen überzogene Knorpelbalken und -blättchen voneinander getrennt sind. Die dunkelblaue Färbung und Verkalkung des Knorpels schneidet hier genau an der Epiphysengrenze mit einer ziemlich gerade verlaufenden queren Linie ab. An solchen Stellen, wo der Periostknochen in der Nähe des Diaphysenendes Durchbrechungen darbietet, kann auch der verkalkte Knorpel an die Oberfläche des Skeletteiles herantreten, und es erscheint überhaupt viel wahrscheinlicher, daß es sich bei der Ausfüllung der Lücken im periostalen Knochenmantel stets um Reste des Diaphysenknorpels im verkalkten oder im sklerosierten Zustand handelt. Im letzteren Falle kann das Vorhandensein von Markknochen vorgetäuscht werden. In den äußersten Ausläufern des Markraumes in den Knorpel hinein, innerhalb der proximalen Epiphyse ebensowohl wie an der distalen Diaphysengrenze, verschwindet der Belag von Markknochen, der Markrauminhalt grenzt dann direkt an den dunkelblau gefärbten, verkalkten Knorpel, der zum Teil sklerotisch verändert ist, das heißt eine fleckige rötliche Färbung der Grundsubstanz aufweist. Vielfach ist die Unterscheidung von feinfaserigem Markknochen und sklerosiertem Knorpel unmöglich, wenn in dünnen Schichten die charakteristische konzentrische Streifung des ersteren nicht nachweisbar ist. Die Verbindung des Markraumes mit der Umgebung wird durch drei Gefäßkanäle hergestellt, von denen zwei der distalen Hälfte des Skeletteiles angehören. Sie liegen nahe nebeneinander und durchsetzen den Knochen schräg von außen distal nach innen proximal. Die distale Außenmündung liegt von dem distalen Ende der Diaphyse noch recht weit entfernt, während die Innenmündung des am meisten proximal gelegenen Kanals der Mitte des Skeletteiles sich nähert. Beide Kanäle sind kurz und eng. Eine Auskleidung mit feinfaserigem Knochen war nicht nachweisbar. Ein dritter Gefäßkanal gehört ganz der proximalen Epiphyse an. Er ist mäßig weit und ganz kurz, da er direkt auf dem kürzesten Wege von außen nach innen vordringt. Seine äußere Mündung entspricht der proximalen Diaphysengrenze und von da aus durchsetzt er den

verkalkten und sklerosierten Epiphysenknorpel in proximaler Richtung. Eine Auskleidung mit Markknochen war nicht zu erkennen. Die distale Epiphyse besteht durchweg aus hyalinem, unverkalktem Knorpel, während der größte Teil der proximalen Epiphyse durch einen Markraum eingenommen wird, dessen vorwiegend knorpelige Wände eine Dicke von etwa 100—150 μ besitzen. Nur die äußerste Knorpelschicht ist unverkalkt. Darunter folgt eine Zone, deren Grundsubstanz sich dunkelblau färbt als Ausdruck von Verkalkung und endlich noch streckenweise ein schmaler Streif von sklerosiertem Knorpel oder feinfaserigem Markknochen. Das Periost ist über den größten Teil der Humerusoberfläche hin nur eine ganz dünne, zarte Bindegewebsschicht mit zahlreichen ovalen Kernen; nur in der Gegend der Diaphysenenden wird es dargestellt durch eine ziemlich dicke, derbe, parallelfaserige Bindegewebslage, die aus dem Epiphysenknorpel hervorzugehen scheint und den in eine Ossifikationsgrube eingebetteten Rand des Knochenzylinders überkleidet. Eine Proliferationszone des Knorpels an der Diaphysen-Epiphysengrenze war hier nicht deutlich zu erkennen.

Radius und Ulna weichen nur in einigen geringfügigen Einzelheiten des Baues voneinander ab. Beide besitzen knorpelige, im wesentlichen unverkalkte Epiphysen und eine knöcherne Diaphyse, die einen großen Markraum einschließt. Letzterer reicht nur am proximalen Ende der Ulna mit seinen letzten Ausläufern in die tiefsten, hier verkalkten, Teile des Epiphysenknorpels hinein. Das den Markraum erfüllende, gefäßführende Bindegewebe ist sehr reich an runden, dunkel gefärbten Kernen und enthält auch verhältnismäßig zahlreiche mehrkernige Riesenzellen. Die Weite des Markraumes ist an den Enden der Diaphyse recht beträchtlich, sehr viel geringer in deren mittleren Abschnitten. Die engste Markraumstelle liegt in

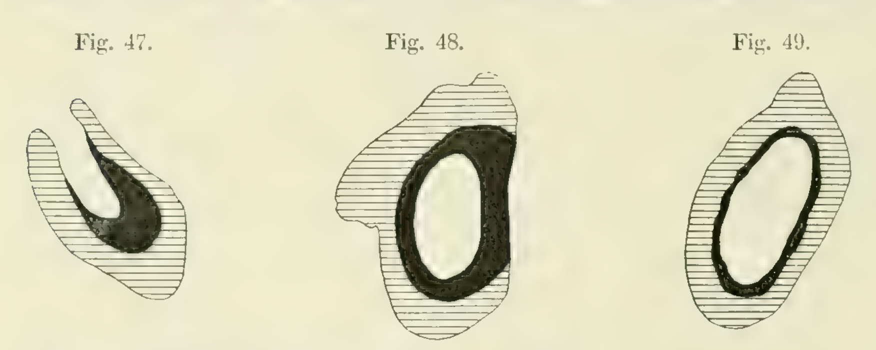


Fig. 47—49. Desmognathus fuscus, Radius. Querschnitte, Schemata. Vergr. 115:1.

beiden Skeletteilen deutlich innerhalb der proximalen Hälfte. Hier beträgt an der Ulna der Durchmesser nur etwa 45—48 μ. Etwas proximal von dieser Stelle besteht ebenfalls an beiden Skelettstücken die Verbindung des Markraumes mit der äußeren Umgebung, die an der Ulna durch zwei, am Radius durch einen mäßig weiten Gefäßkanal zustande kommt (vgl. Textfig. 47). Der Verlauf der Kanäle ist ein annähernd querer. Sie durchsetzen den Periostknochen, ohne eine eigene Wand von Markknochen zu besitzen. Die äußere Abgrenzung der Diaphyse bildet in der Hauptsache eine Schicht von Periostknochen, dessen grobfaserige Beschaffenheit stellenweise recht deutlich zu er-

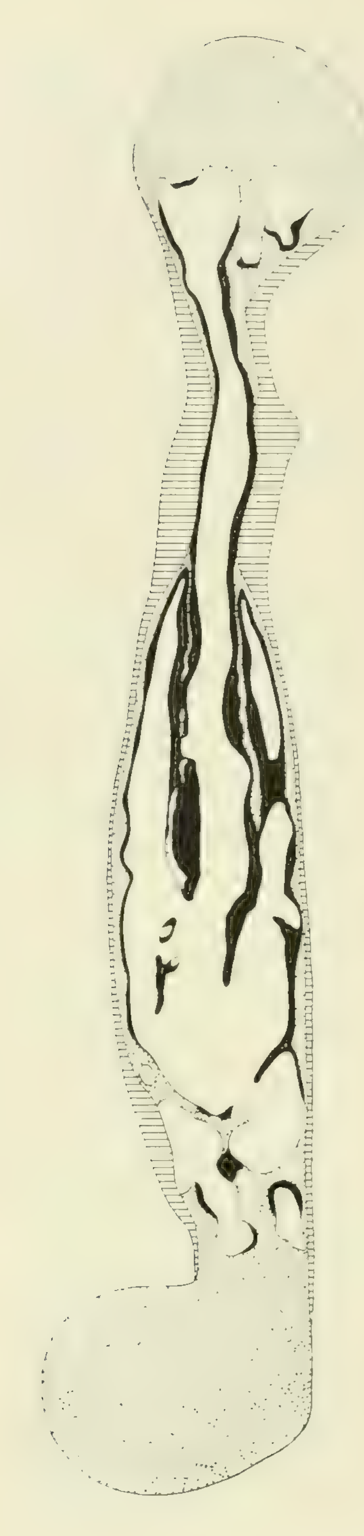
kennen ist. Die Dicke des Periostknochens ist im ganzen in den mittleren Teilen der Diaphyse am beträchtlichsten und nimmt gegen die Diaphysenenden zu ab, zeigt aber im einzelnen große Unregelmäßigkeiten, zumal die Dickenentfaltung auch in den verschiedenen Radien desselben Querschnittes ansehnlichen Schwankungen unterliegt. Streckenweise kann auch der Periostknochen ganz fehlen und dann tritt die feinfaserige Markknochenschicht (resp. sklerosierte Teile des Achsenknorpels, vgl. p. 143), welche den großen Markraum auskleidet, an die Oberfläche des Skeletteiles (vgl. Textfig. 48). Auch die Entwicklung des Markknochens wechselt. Er bildet in der Gegend der engsten Stelle des Markraumes und in der Nähe der Gefäßkanäle eine dicke, aber nur einseitig ausgebildete Schicht, die sich nur ganz wenig in den Gefäßkanal fortsetzt. Gegen das Diaphysenende zu wird der Markknochenbelag zwar im ganzen dünner, aber er bildet nun eine mehr gleichmäßige Schicht auf der gesamten Markrauminnenfläche, so daß er auf dem Querschnitt als ein Knochenring sich darstellt (vgl. Textfig. 49). Gegen die Enden der Diaphyse verschwindet der feinfaserige Knochenbelag ganz und es tritt an seine Stelle als Wand des Markraumes verkalkter, hier und da nicht recht deutlich sklerosierter Knorpel, der von den Epiphysen her in die Diaphyse hinein sich fortsetzt. Dieser verkalkte Knorpel schiebt sich auch noch eine Strecke weit zwischen Periost- und Markknochen ein, aber nur in ganz dünner Schicht. In den mittleren Gegenden der Diaphyse fehlt er ganz. Das Periost zeigt dieselben Verhältnisse wie am Humerus.

Die Carpalia bestehen durchweg aus unverkalktem hyalinen Knorpel. Sie stehen vielfach durch faserknorpeliges Gewebe kontinuierlich untereinander in Zusammenhang. Die Metacarpalia und Phalangen mit Ausschluß der Endphalangen haben offenbar in den Grundzügen denselben Bau wie Radius und Ulna. Die Lage der Gefäßkanäle ließ sich wegen des Ausfalls einzelner Schnitte nicht mit Sicherheit ermitteln.

2. Desmognathus quadrimaculatus.

Material: Ein Exemplar, Gesamtlänge 98 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 60 mm; linke Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Querschnittserie durch Unterarm, Längsschnittserie durch Hand. Schnittdicke 25 μ.

Der Humerus ist etwa 6 mm lang. In seiner proximalen Hälfte ist er schlank gebaut, während er sich distalwärts nach dem Ellbogengelenk zu verbreitert (vgl. Textfig. 50). Seine beiden Epiphysen zeigen auch im Aufbau beträchtliche Verschiedenheiten. Die distale Epiphyse besteht gänzlich aus hyalinem, unverkalktem Knorpel, während die viel kleinere proximale nur einen oberflächlichen Ueberzug von unverkalktem Hyalinknorpel besitzt. In der Tiefe erscheinen die Knorpelhöhlen größer, die Grundsubstanz spärlicher und dunkelblau gefärbt als Ausdruck von Verkalkung. Ein großer Teil des Zentrums aber wird eingenommen durch einen unregelmäßig geformten Hohlraum, der teilweise von dünnen Balken verkalkten Knorpels durchsetzt wird und der sich in die Achse der Diaphyse hinein als ansehnlicher Markraum fortsetzt. Dieser zieht durch die ganze Diaphyse hindurch und endet an der distalen Epiphysengrenze. Das Aussehen und die Weite der Markraumlichtung wechselt innerhalb



recht bedeutender Grenzen. Etwa durch das proximale Drittel des Humerus hindurch stellt der Markraum einen einheitlichen Kanal dar, dessen Durchmesser sich an der engsten Stelle etwa auf 120 μ beläuft. Nach dem Hals des Humerus zu wird der Kanal noch etwas enger und erweitert sich dann wieder innerhalb der proximalen Epiphyse, wo, wie bereits erwähnt, von den Wänden her in die Lichtung einragende Knorpelbalken eine Zerlegung des Raumes in kleinere Unterabteilungen bewirken. Innerhalb der beiden distalen Drittel der Diaphyse nimmt die Weite des Markraumes distalwärts kontinuierlich in recht beträchtlicher Weise zu und gleichzeitig treten auch hier schmälere und breitere, aus verkalktem Knorpel und Markknochen bestehende Balken und Lamellen auf. die, von den Markraumwandungen ausgehend, dessen Hohlraum in sehr mannigfaltiger Weise durchsetzen und in Unterabteilungen von bald größerem, bald geringerem Umfang zerlegen. Namentlich auffällig erscheint ein Knochenrohr, das den einheitlichen, engen, proximalen Markraumabschnitt in den distalen weiten Teil hinein fortsetzt und in einiger Entfernung von der Diaphysengrenze mit einem unregelmäßig geformten Rande aufhört. Nach außen von diesem Knochenrohr liegen schmälere Gefäßkanäle und zwischen diesen und der Lichtung des Knochenrohres bestehen mehrfache Anastomosen. Den Inhalt des Markraumes bilden Blutgefäße, eingehüllt in ein von runden, dunkeln Kernen dicht erfülltes Bindegewebe. Hier und da beobachtet man große mehrkernige Riesenzellen, namentlich dicht an den Wandungen des Markraumes anliegend. Fettzellen fehlen. Die Wandung des Markraumes wird in wechselvoller Weise von grobfaserigem Periostknochen, verkalktem Knorpel und feinfaserigem Markknochen gebildet. Sie ist nur sehr dünn in

Fig. 50. Desmognathus quadrimaculatus, Humerus. Längsschnitt, Schema aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 33,3 : 1.

den distalen zwei Dritteln des Skeletteiles. Zu äußerst an der Oberfläche finden wir einen anscheinend völlig kontinuierlichen Mantel von Periostknochen. Dieser ist am dicksten im Bereich des proximalen Diaphysendrittels, also in der Gegend des engsten Markraumabschnittes. Er hat hier eine mittlere Dicke von etwa 120 μ. Sowohl in proximaler wie in distaler Richtung nimmt die Dicke des Periostknochens sehr rasch ab. So besitzt fast die ganze distale Hälfte des Humerus nur einen relativ sehr dünnen Mantel von Periostknochen. Nach innen vom Periostknochen folgt eine Schicht von verkalktem, dunkelblau gefärbten Knorpel. Diese Schicht setzt sich von den Epiphysen her in die Diaphyse hinein fort. Sie ist ziemlich dick in der Gegend der Diaphysenenden, und zwar namentlich distal, und nimmt von da aus gegen die Diaphysenmitte zu immer mehr ab, um schließlich gänzlich zu verschwinden. Sie fehlt auf eine Strecke im proximalen Drittel des Humerus, dort wo der Markraum eng und der Periostknochen am dicksten ist. Es ist also im distalen Teil der Diaphyse der Knorpel viel mächtiger ausgebildet als im proximalen. Endlich liegt ganz innen, als mehr oder weniger vollständige Auskleidung des Markraumes, eine Lage von feinfaserigem, bei nicht zu geringer Dicke deutlich lamellös geschichtetem Markknochen. Dieser bildet in dem proximalen Drittel des Humerus eine gleichmäßige Auskleidung des Markraumes von 20—25 μ, stellenweise auch noch beträchtlicherer, Dicke, und setzt sich als kontinuierlicher Wandbelag in den Markraum der Epiphyse fort. Gegen dessen Enden hin löst sich die feinfaserige Knochenschicht in einzelne kleinere, dünne Plättchen auf und verschwindet dann völlig. Mächtige Schichten von feinfaserigem Knochen finden sich aber im Bereich des mittleren Drittels der Diaphyse. Sie sind weniger stark ausgebildet als Wandbelag, sondern vielmehr als Ueberzug der dünnen Bälkchen und Lamellen von verkalktem Knorpel, die von der Wand her in die Markraumlichtung einragen. Da diese von beiden Seiten her eine Bedeckung mit Markknochen erhalten, sieht man in ihrer Achse nur einen schmalen dunkelblauen Knorpelstreif sich entlang ziehen. Auch hier nimmt die Masse des Markknochens gegen das Diaphysenende ab und im distalen Drittel des Humerus besteht kein kontinuierlicher Belag mehr, sondern der verkalkte Knorpel trägt nur hier und dort eine dünne Platte von Markknochen in sehr wechselnder Ausdehnung. In dieser Gegend sieht man namentlich in großer Verbreitung die von uns als Sklerose bezeichnete Veränderung des verkalkten Knorpels, bestehend in dem Auftreten rötlich gefärbter Höfe um die Knorpelhöhlen, die zu größeren Bezirken verschmelzen können, in denen auch die Höhlen nicht immer mehr rundlich, sondern eckig erscheinen. Auch an anderen Stellen machen sich in der Umgebung des Markraumes Zeichen von Knorpelsklerose bemerklich, und es ist sehr oft unmöglich, sklerosierten Knorpel und feinfaserigen Markknochen gegeneinander abzugrenzen und sie mit Sicherheit voneinander zu unterscheiden. Die Zellhöhlen und deren Inhalt zeigen in beiden Knochenarten auf dem Längsschnitt weder nach Form noch nach Anordnung charakteristische Unterschiede. Eine größere Zahl von Gefäßkanälen setzt den Markraum in Verbindung mit der äußeren Umgebung. 5—6 Gefäßkanäle liegen in der Gegend des proximalen Diaphysenendes, also im Bereich des engsten Markraumabschnittes und des dicksten Periostknochens. Sie sind von geringer Weite und

Länge, verlaufen quer oder wenig schräg distalwärts und durchsetzen den Periostknochen, ohne eine feinfaserige Knochenauskleidung zu besitzen. Einer oder zwei enge, kurze, querverlaufende Gefäßkanäle kommen etwa der Mitte der Diaphyse zu, und nahe dem distalen Ende beobachteten wir noch drei Gefäßkanäle, die schräg proximalwärts verlaufen, während endlich noch fast am distalen Rande der Diaphyse ein kleiner Gefäßkanal ganz wenig schräg distalwärts von außen eindringt. Auch alle diese Kanäle haben nur geringen Durchmesser und keine Auskleidung von feinfaserigem Markknochen. Das Periost ist über den größten Teil des Knochens dargestellt durch eine ganz dünne, nicht scharf abgrenzbare Schicht von feinfaserigem Bindegewebe mit zahlreichen ovalen, langen Kernen. Nur in der Gegend der Diaphysenenden wird das Periost dicker und stellt hier eine Lage von ziemlich derbem, parallelfaserigem Bindegewebe mit nicht sehr zahlreichen, keineswegs charakteristisch aussehenden, ovalen Kernen dar. Die Fasern setzen sich kontinuierlich in die Grundsubstanz des Knorpels fort, während das Ende des periostalen Knochenrohres in eine schmale Rinne zwischen dem mehr oder weniger deutlich verkalkten Knorpel und dem dicken Periost eingebettet ist. Eine solche Ossifikationsgrube ist an beiden Diaphysenenden sehr wohl ausgebildet (vgl. Taf. 3, Fig. 13). Eine Zone proliferierender Knorpelzellen ließ sich in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze hier nicht mit Sicherheit nachweisen.

Von den beiden Skeletteilen des Vorderarmes zeigt die kräftige Ulna ganz überraschenderweise einen sehr einfachen Bau. Sie besteht aus einem Knorpelstab, der in seinem mittleren schlanken Abschnitt von einer dünnen Schale periostalen, grobfaserigen Knochens umhüllt ist, während die beiden angeschwollenen Epiphysen der Verbindung mit den angrenzenden Skeletteilen dienen. Der hyaline Knorpel der Epiphysen ist unverkalkt und enthält innerhalb reichlicher Grundsubstanz kleinere, rundliche, resp. gegen die Oberfläche zu abgeplattete Zellen. In der ganzen Länge der Diaphyse ist die Knorpelgrundsubstanz recht spärlich und verkalkt, worauf die dunkelblaue Färbung hindeutet. Die Zellhöhlen sind hier sehr groß und verleihen dem ganzen Knorpel ein sehr großblasiges Aussehen. Es fehlt also jede Spur eines Markraumes und mit ihm Gefäßkanäle und feinfaseriger Markknochen. Der Radius dagegen gleicht in seinem Bau vielmehr dem Humerus. Er enthält in der Achse seiner Diaphyse einen langen, einheitlichen Markraum, der proximal bis an die Diaphysen-Epiphysengrenze herantritt, distal dieselbe aber nicht ganz erreicht. Die beiden Epiphysen bestehen ganz aus hyalinem, unverkalkten Knorpel, der sich in die Diaphyse hinein kontinuierlich fortsetzt in eine den Markraum teilweise umwandende Schicht von dunkelblau gefärbtem, verkalktem Knorpel. Diese Schicht ist an den Diaphysenenden ziemlich beträchtlich, verdünnt sich dann immer mehr gegen den mittleren Abschnitt der Diaphyse, und verschwindet endlich ganz. Es fehlt also der Knorpel in einem mittleren Abschnitt der Diaphyse, in welchem gleichzeitig der Markraum am engsten ist. Es scheint, daß diese Region namentlich proximal von der Diaphysenmitte sich ausdehnt, doch war eine genaue Bestimmung nicht möglich, da die Schnitte nicht exakt quer geführt sind. Stellenweise zeigt sich der Knorpel in der direkten Umgrenzung des Markraumes sklerotisch verändert, das heißt mit

rötlich gefärbten Höfen um die Zellhöhlen herum versehen. Eine Auskleidung mit feinfaserigem Markknochen ist nur in geringem Umfang vorhanden, nicht kontinuierlich ausgebildet. Es finden sich nur streckenweise ganz dünne Schichten von Markknochen, namentlich im mittleren Diaphysenabschnitt, während sie an den Diaphysenenden fehlen. Der Inhalt des Markraumes ist ein von Gefäßen durchzogenes, an dunkeln, runden Kernen außerordentlich reiches, zartes Bindegewebe. Fettzellen fehlen. Zwei ganz kurze, quer verlaufende Gefäßkanäle setzen den Markraum mit der äußeren Umgebung in Zusammenhang. Sie liegen nahe nebeneinander, offenbar proximal von der Diaphysenmitte, an der proximalen Grenze der engsten Markraumstrecke, in deren Wand auch der Knorpelbelag fehlt. Den äußeren Abschluß der Diaphyse bildet eine kontinuierliche Schicht von Periostknochen in mäßiger Dicke.

Sämtliche Carpalia bestehen aus unverkalktem Hyalinknorpel und gehen durch Vermittlung eines zellreichen faserknorpeligen Gewebes kontinuierlich ineinander über.

Die Metacarpalia und Phalangen zeigen nicht ganz gleichartige Verhältnisse. Metacarpale und Grundphalangen des ersten (oder vierten?), sowie Grund- und Mittelphalanx des zweiten (dritten?) Strahles stellen sich als verkleinerte Abbilder des Radius dar. Sie enthalten in der Diaphyse einen Markraum, der sich nicht ganz bis zu deren beiden Enden ausdehnt und durch einen einfachen kurzen Gefäßkanal etwa in der Diaphysenmitte sich nach außen öffnet. Eine dünne Schicht von verkalktem Knorpel läßt sich durch den größten Teil der Diaphyse von beiden Epiphysen her verfolgen, fehlt aber auf eine kurze Strecke im mittleren Diaphysenabschnitt. Auf letzteren beschränkt sich aber eine ganz unbedeutende Auskleidung mit Markknochen. Das Metacarpale des zweiten (dritten?) sowie Metacarpale und Grundphalanx des dritten und vierten (zweiten und ersten?) Strahles gleichen in ihrem Aufbau der Ulna. Sie bestehen nur aus einem Knorpelstab, der in seinem mittleren Teil verkalkt und von einer dünnen periostalen Knochenschale umhüllt ist. Mittelphalangen fehlen hier. Sämtliche vier untersuchten Endphalangen sind verhältnismäßig sehr lang. Sie bestehen aus einer knorpeligen Grundlage, die zum größten Teil verkalkt ist und ein großblasiges Aussehen besitzt. Sie trägt eine am Ende stark verdickte Kappe von periostalem Knochen. Gefäßführende Hohlräume fehlen auch hier gänzlich. Faserknorpeliges Gewebe setzt die Elemente der Finger in ausgedehnten kontinuierlichen Zusammenhang.

3. Desmognathus brimleyorum.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 111 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 65 mm; rechte Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm, Vorderarm und Hand, Schnittdicke 25 μ; linke Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Querschnittserie durch einen Teil des Vorderarmes, Schnittdicke 20 μ.

Das äußere Verhalten des zur Untersuchung verwandten Tieres läßt an einer histologisch ausreichenden Konservierung zweifeln und die Längs- und Querschnitte durch die beiden 6 mm langen Humeri bestätigen den Argwohn. Die Unterscheidung und Abgrenzung der verschiedenen, am Aufbau der Knochen beteiligten Gewebsarten, des Knor-

pels im verkalkten und sklerosierten Zustand, des feinfaserigen Mark- und des grobfaserigen Periostknochens macht stellenweise die größten Schwierigkeiten, doch ist es durch Kombination der beiden Serien möglich, eine allgemeine Vorstellung über den Aufbau des Humerus zu gewinnen. In einer Reihe spezieller Eigentümlichkeiten weichen die beiden Humeri beträchtlich voneinander ab. Die normalen Zustände scheinen in dem längsgeschnittenen linken Humerus vorzuliegen, dessen Befunde mit denen anderer Species derselben Gattung übereinstimmen. Sie dienen als wesentliche Grundlage der folgenden Beschreibung. Während die sehr umfangreiche distale Epiphyse ganz massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel gebildet ist, findet sich nur an der Oberfläche der sehr viel kleineren proximalen Epiphyse ein Ueberzug von unverkalktem Knorpel. Die tieferen Teile färben sich mit Hämalaun dunkelblau, sind verkalkt und umschließen zahlreiche kleinere und größere, miteinander kommunizierende, durch Bälkchen von Knorpel und Knochen mehr oder weniger vollständig voneinander getrennte Markräume. Diese fließen gegen den Hals des Humerus mehr und mehr zusammen und setzen sich fort in einen großen langgestreckten Hohlraum, welcher die ganze Diaphyse durchzieht und an der distalen Diaphysen-Epiphysengrenze mit einer wenig gebuchteten, annähernd quer verlaufenden Grenzlinie endigt. Der Diaphysenmarkraum ist nicht vollständig einheitlich, sondern auch hier und dort, sowohl an den beiden Enden, wie auch im mittleren Abschnitt von einzelnen schmalen Knochenbälkchen und -Lamellen durchsetzt. Der Markraum ist am engsten in der Gegend der Grenze zwischen dem ersten und zweiten proximalen Viertel der Humerusdiaphyse. Von da aus nimmt sein Durchmesser nach beiden Enden hin zu, sehr beträchtlich distalwärts, wenig proximalwärts. Am Hals des Humerus wird der Durchmesser proximal wieder geringer. Die Wand der Diaphyse besteht aus Markknochen, Knorpel und Periostknochen. Der letztere zeigt mehrfach sehr deutlich grobfaserige Beschaffenheit. Er liefert eine mehr oder weniger vollständige äußere Umhüllung der Diaphyse. Seine Dicke ist am größten in der Gegend der engsten Markraumstelle und beläuft sich hier im Mittel auf 110 μ. Nach beiden Enden zu nimmt die Dicke des Periostknochens rasch ab. Sie ist relativ sehr gering in der ganzen distalen Hälfte des Humerus, scheint aber hier nicht gleichmäßig zu sein, sondern innerhalb geringer Grenzen zu schwanken, so daß Strecken mit dickerem und dünnerem Periostknochenbelag miteinander abwechseln. In der Nähe der beiden Epiphysengrenzen liegen kompliziertere Verhältnisse vor. Der Periostknochen fehlt hier streckenweise ganz, so daß der darunter gelegene Knorpel und scheinbar sogar der ganz zentral befindliche Markknochen direkt an die Oberfläche des Skeletteiles treten. Feine Streifen von dunkelblau gefärbtem, verkalktem Knorpel lassen sich durch den ganzen Humerus hindurch verfolgen, sind aber vielfach, so namentlich auch in der Gegend der engsten Markraumstelle, unterbrochen. Nirgends hat diese verkalkte Knorpelschicht innerhalb der Diaphyse einen beträchtlichen Umfang. Sklerosierter Knorpel ist nicht mit Sicherheit zu erkennen, vor allem von dem Markknochen nicht scharf abzugrenzen. Der ganze Markraum ist mit alleiniger Ausnahme seiner äußersten Enden von einer wechselnd dicken Schicht feinfaseriger, mehr oder weniger deutlich konzentrisch geschichteter Knochensubstanz ausgekleidet. Diese erscheint wenig einheitlich,

sondern aus zahlreichen Bezirken zusammengesetzt, die sich durch den Ton ihrer Färbung sowie durch die Anordnung und Deutlichkeit der konzentrischen Schichten voneinander unterscheiden. Offenbar haben hier umfangreiche Resorptions- und Neubildungsprozesse ihre Spuren hinterlassen. Die Dicke der Markknochenauskleidung ist im ganzen gering in der Gegend der engsten Markraumstelle; nach den beiden Epiphysen wird sie viel ansehnlicher, ganz besonders innerhalb der distalen Hälfte der Humerusdiaphyse. Der Durchmesser der engsten Markraumstelle beläuft sich einschließlich der etwa 30 μ dicken Markknochenauskleidung auf ca. 250 μ. Den Inhalt des Markraumes bildet ein feinfaseriges, lockeres, von Blutgefäßen durchzogenes Bindegewebsgerüst, dessen Maschenräume dicht erfüllt sind von zahlreichen rundlichen Zellen mit runden oder ovalen oder vielfach polymorphen Kernen. Dazwischen kommen in geringer Zahl nicht sehr große blasige Fettzellen vor. Mit der äußeren Umgebung steht der Markraum durch ziemlich zahlreiche G e f ä ß k a n ä l e in Verbindung, die sich auf drei nicht ganz scharf begrenzte Gruppen verteilen. In der Umgebung des proximalen Diaphysenendes zählen wir 10 Kanäle, die, in radiärer Richtung oder wenig schräg nach der engsten Markraumstelle zu gerichtet, die Knochenschale von außen nach innen durchbohren. An der Oberfläche des distalen Abschnittes der Diaphyse, namentlich in der Umgebung des Endes, münden 5 Gefäßkanäle, die in ziemlich steilem Verlauf durch die Knochenwand hindurch der Gegend der Diaphysenmitte zustreben. Ueber den mittleren Abschnitt der Diaphyse verteilen sich noch die Mündungen von 9 Gefäßkanälen, die sämtlich von außen nach innen schräg nach der engsten Markraumstelle hin verlaufen. Das Lumen der Gefäßkanäle wechselt; es ist in einem Falle sehr gering, niemals aber beträchtlich. Eine dünne Schicht von feinfaserigem Knochen kleidet die Kanäle bis zu ihrer Mündung hin aus. Wohl zu unterscheiden von den Gefäßkanälen sind mehrere nicht unansehnliche seitliche Ausbuchtungen des Hauptmarkraumes, die innerhalb der distalen Hälfte der Diaphyse proximalwärts in die dicke Markknochenauskleidung eindringen und hier nach kürzerem oder längerem Verlauf blind endigen. Das P e r i o s t ist über den größten Teil der Knochenoberfläche durch eine ganz dünne, lockere, kernreiche Bindegewebsschicht dargestellt. Nur an den Diaphysenenden ist das Bindegewebe dicker und breiter. Seine Fasern setzen sich in die Grundsubstanz des Epiphysenknorpels fort, die Zellkerne liegen gelegentlich reihenförmig hintereinander, Knorpelzellen wurden aber nicht beobachtet. Nach innen von diesem Periostteil liegt in einer Ossifikationsgrube, dem axialen Knorpel angefügt, das Ende des periostalen Knochenrohres. Einige seitliche Fortsätze des Humerus sind auf den Längsschnitten nicht deutlich zu übersehen. Anscheinend stimmen sie in ihrem Bau mit dem Hauptteil des Oberarmknochens überein.

Einen außerordentlich reichen Wechsel der Form, der Größe und des Aufbaues zeigen die Q u e r s c h n i t t e d u r c h d e n r e c h t e n H u m e r u s, von denen wir hier in den Textfigg. 51—71 eine Auswahl in schematischer Darstellung wiedergeben. Die im Lumen des Markraumes stehenden Zahlen bedeuten die Nummer des betreffenden Schnittes innerhalb der Serie, von deren Beginn an gezählt. Daraus ergibt sich der Abstand der einzelnen Figuren voneinander, wobei zu berücksichtigen ist, daß die äußerste Spitze der proximalen Epiphyse nicht mit

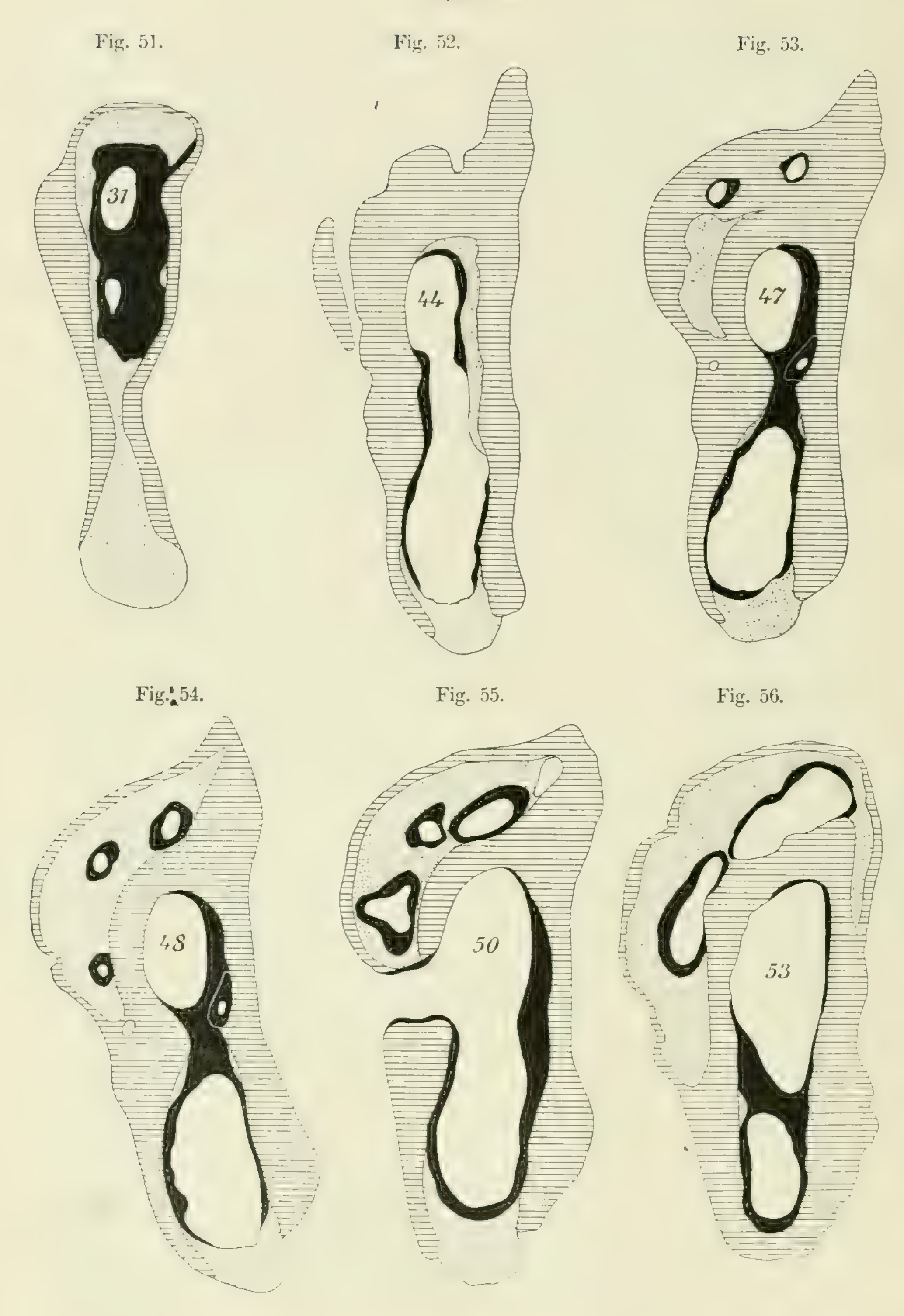


Fig. 51. Fig. 52. Fig. 53.

Fig. 54. Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 57.

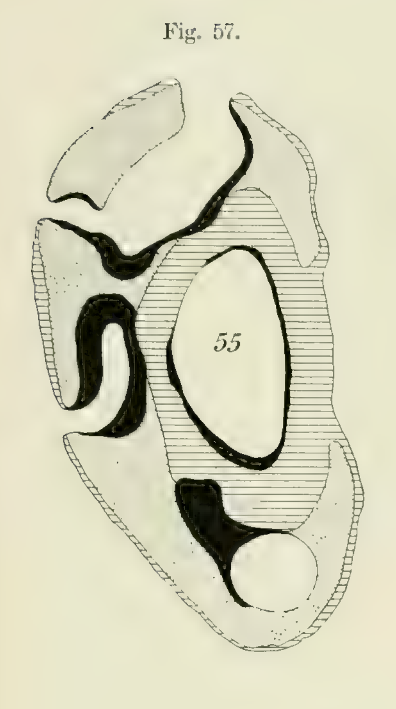


Fig. 58.

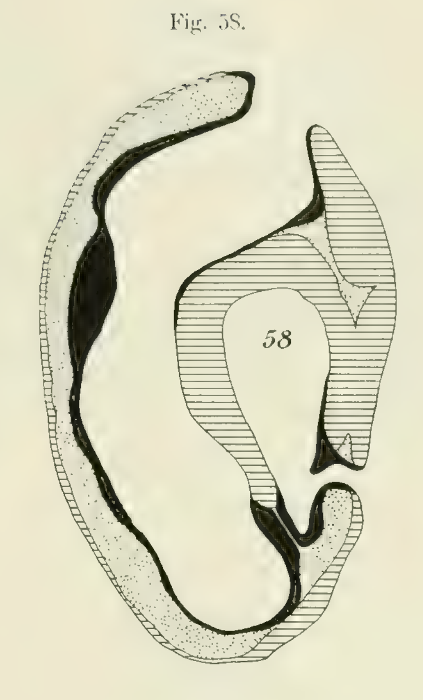


Fig. 59.

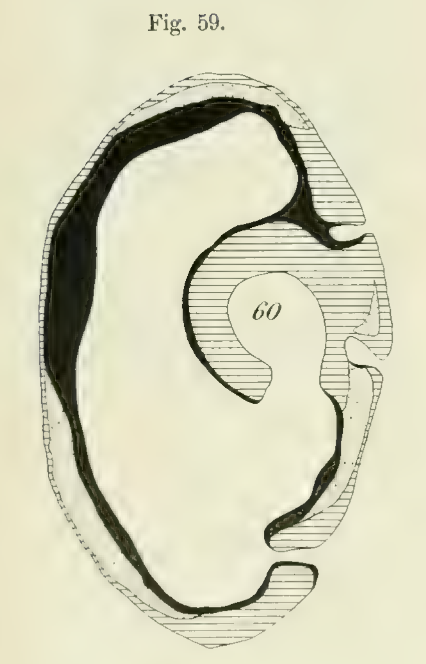
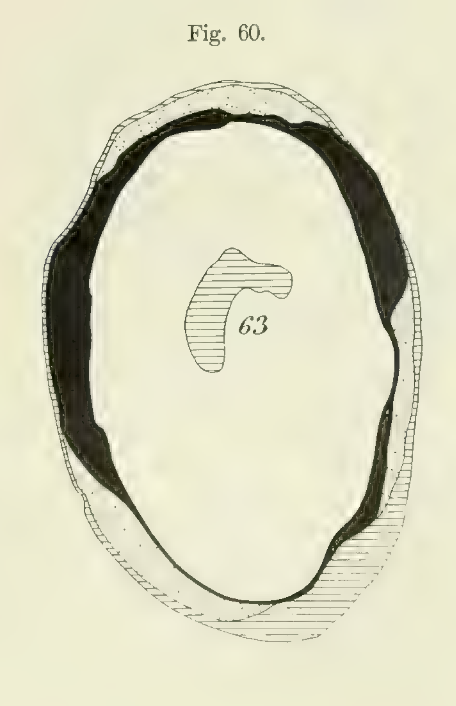


Fig. 60.



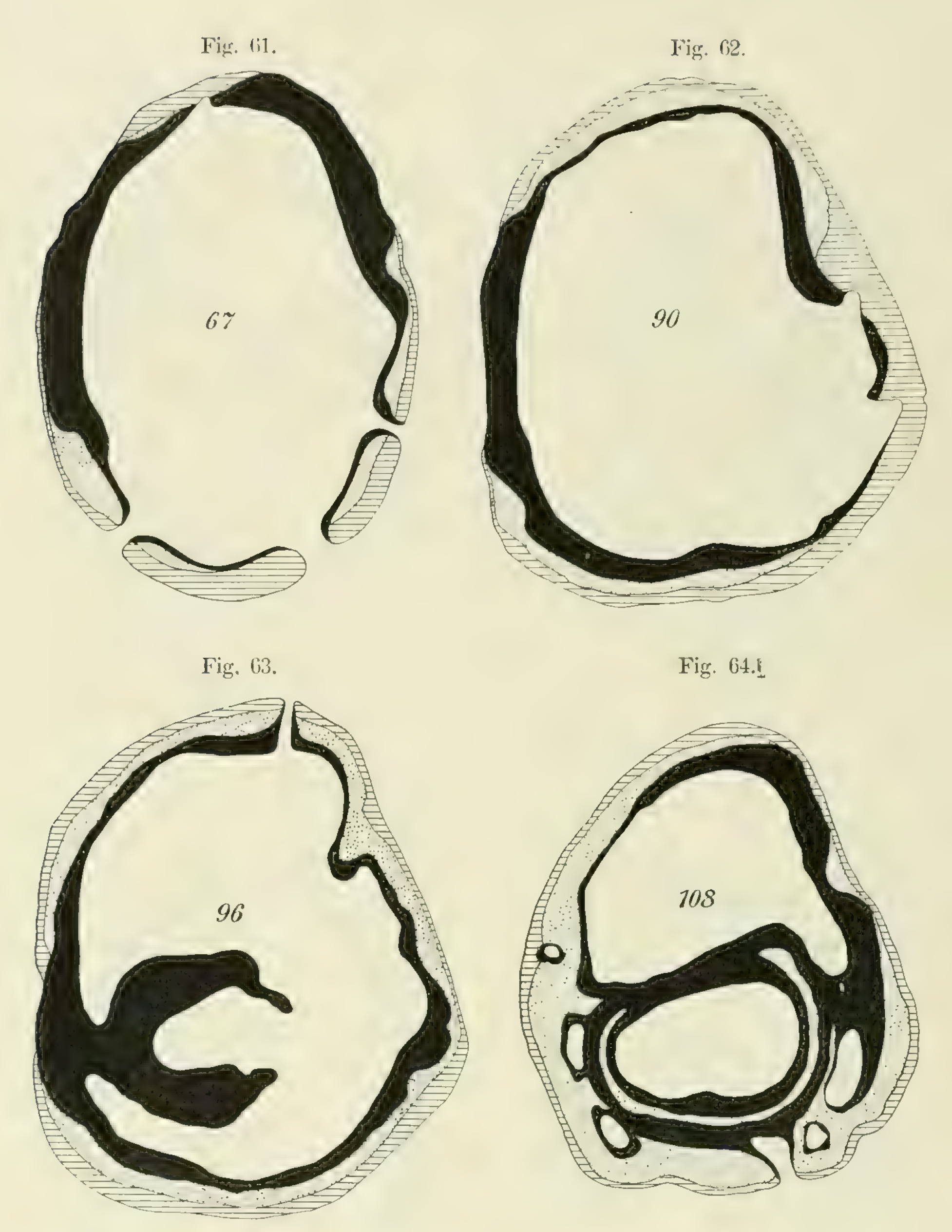
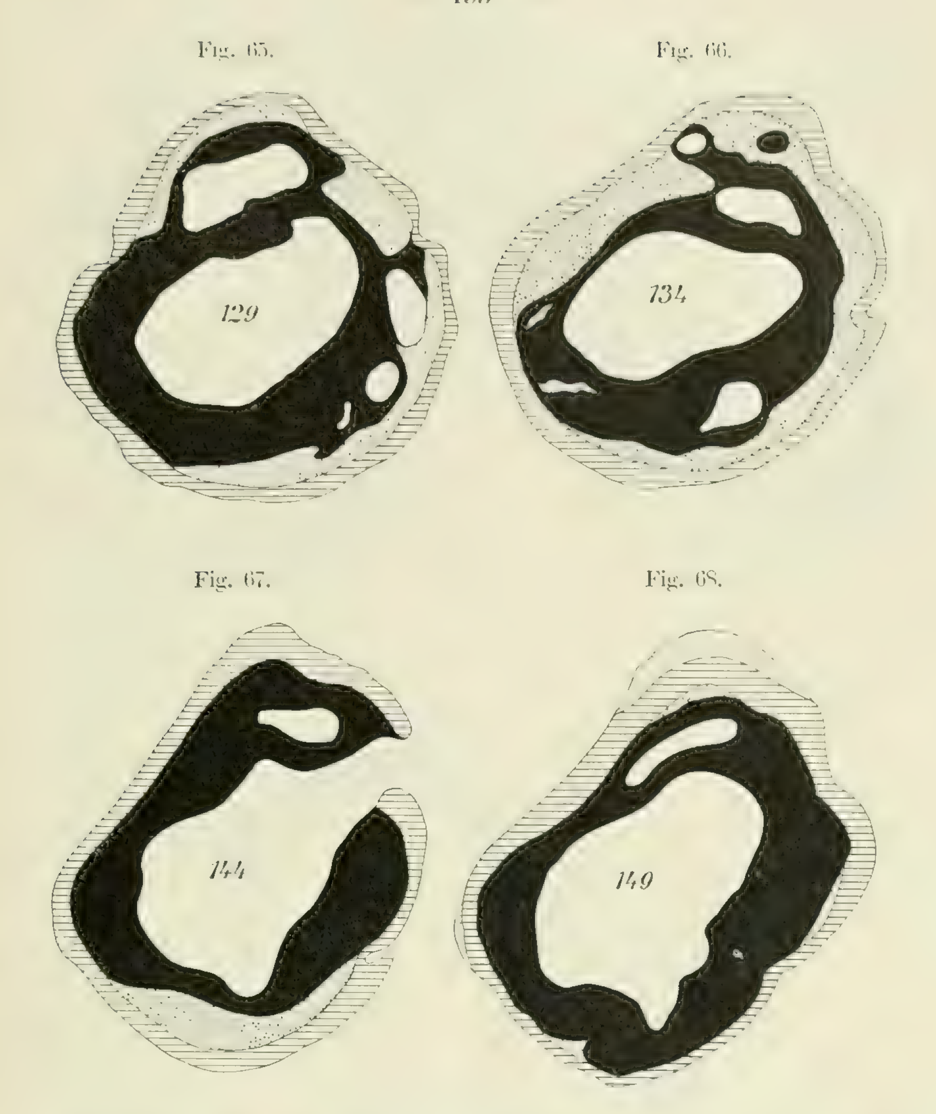


Fig. 61. Fig. 62. Fig. 63. Fig. 64.

in der Serie enthalten ist, also von Anfang an etwa 10—15 Schnitte fehlen würden. Die beiden Epiphysen zeigen dieselben Zustände wie auf den Längsschnitten, können hier also unberücksichtigt bleiben. Am Beginn der Diaphyse ist der Querschnitt oval mit starker Differenz zwischen großem und kleinem Durchmesser. Die Querschnittsform wird weiter mehr rundlich, vorzüglich durch Zunahme des kleinen Durchmessers. Jenseits der Diaphysenmitte erfolgt eine deutliche Abnahme aller



Durchmesser des fast kreisförmig begrenzten Querschnittes und gegen die distale Epiphyse zu wird die Querschnittsform wieder ausgeprägt oval. Es ist deutlich zu sehen, daß das proximale Ende des Humerus mit einer Apophyse ausgestattet ist, die einen Markraum umschließt und mit einer hyalinknorpeligen Epiphyse endigt. Die gesamte Diaphysenachse wird von einem Markraum durchzogen, der sich proximal in die Epiphyse fortsetzt, distal aber an der Diaphysen-Epiphysengrenze mit einzelnen Ausläufern endigt. Form und Größe des Markraumes ist in den verschiedenen Querschnittshöhen überaus wechselnd. Sein kleinerer Durchmesser ist am Beginn der Diaphyse, in der Gegend des Humerushalses, gering, auch im ersten Viertel des Humerus noch nicht beträchtlich, nimmt aber dann distalwärts immer mehr zu. Etwa an der Grenze von erstem und zweitem Drittel (Textfig. 58, 59) der

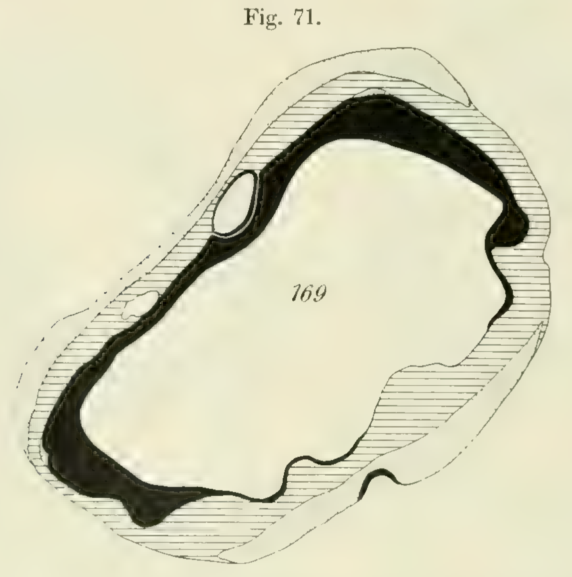
Fig. 69.

158

Fig. 70.

163

Fig. 71.



Figg. 51—71. Desmognathus brimleyorum, Humerus. Querschnitte aus einer Serie. Die im Markraum stehenden Zahlen bezeichnen die Nummern des Schnittes in der Serie, geben also die Abstände der einzelnen Figuren voneinander an, Schemata. Vergr. 77 : 1.

Diaphyse ist die Zunahme des Umfanges ganz besonders stark, da hier plötzlich eine Vereinigung mit sehr weiten Gefäßkanälen erfolgt. Ungefähr in der Diaphysenmitte (Texfig. 63) treten Knochenbälkchen im Markraum auf, und seine Größe wird geringer, um gegen das distale Ende hin (Textfig. 69) wieder zuzunehmen. Die Wand des

Markraumes wird gebildet von feinfaserigem Markknochen, Knorpel, der verkalkt oder auch sklerosiert ist, und stellenweise sehr deutlich grobfaserigem Periostknochen. Die Verteilung dieser verschiedenen Hartsubstanzen ist eine außerordentlich mannigfaltige. Am Beginn der Diaphyse (Textfig. 51, 52) sehen wir die bekannten Verhältnisse. Der Markraum ist mehr oder weniger vollständig ausgekleidet mit einer bald dünneren, bald dickeren Lage von Markknochen. Nach außen davon folgt eine nirgends sehr ansehnliche Schicht von verkalktem Diaphysenknorpel, die, anfangs völlig ringförmig, hier bereits mehrfache Unterbrechungen zeigt, und endlich wird das Ganze umhüllt von einem Mantel von Periostknochen, der in seinen oberflächlichen Schichten auf Textfig. 52 von einem kleinen, nicht in die Tiefe dringenden Gefäßkanal durchsetzt wird. Dieselbe Figur entspricht etwa der Stelle des kleinsten Markdurchmessers, der sich inklusive der 15—20 μ dicken feinfaserigen Knochenauskleidung auf 120 μ beläuft. Die mittlere Dicke des Periostknochens erreicht in dieser Gegend denselben Betrag. Von dieser Stelle an distalwärts bemerken wir eine allmähliche Zunahme der Markknochendicke, die stellenweise sehr beträchtlich ist, ein sehr wechselndes Verhalten des Diaphysenknorpels, der auf kürzere Strecken völlig verschwunden ist und dann in ganz ansehnlichem Umfang wiedererscheint, und ebenso einen bald dickeren, bald dünneren Mantel von Periostknochen, der aber im ganzen doch in den distalen drei Vierteln des Humerus weniger dick ist als proximal. An einzelnen Stellen fehlt auch der Periostknochen an der Oberfläche, so daß der darunter gelegene Knorpel oder Markknochen mit dem Periost in Berührung tritt (vgl. Textfig. 57, 60—63). Sehr auffällige Bilder ergeben sich an je einer Strecke in der proximalen und distalen Hälfte des Humerus (Textfig. 53—59 und 68—71) durch ungewöhnliche Beziehungen einer verkalkten Knorpelschicht, die nicht in direktem Zusammenhang mit der Diaphyse und dem eigentlichen Diaphysenknorpel steht, zum Periostknochen. Wir sehen in Textfig. 53, daß innerhalb der periostalen Knochenmasse eine Knorpelinsel auftritt: diese vergrößert sich in den folgenden Schnitten bis zu einem fast völlig geschlossenen breiten Ring, der den Periostknochen in zwei ringförmige Zonen zerlegt. Innerhalb des Knorpelringes verbreiten sich sehr ansehnliche Gefäßkanäle mit einer Auskleidung von Markknochen, so daß es an einigen Schnitten so aussieht, als ob zwei Skeletteile ineinander geschoben wären. Der zentrale von beiden verfällt einer allmählichen Auflösung, so daß der Markraum in der nächsten Umgebung der Diaphysenmitte außerordentlich weit erscheint. Weiter distal (Textfig. 63, 64) treten wieder ähnliche Bilder wie proximal auf, aber prinzipiell ganz davon verschieden, da es sich um Balken von Markknochen handelt, die auch noch einen schmalen Knorpelstreif einschließen können. Von Textfig. 61 bis 67 haben wir die bekannten Verhältnisse der Markraumbegrenzung durch Markknochen, Diaphysenknorpel und Periostknochen in wechselnder Ausbildung, mehr oder weniger kompliziert durch Gefäßkanäle. Eine neue Bildung tritt in Textfig. 68 auf, nämlich ein Knorpelbelag an der Außenfläche des Periostknochens. In den folgenden Schnitten dehnt sich der Knorpelbelag weiter aus und erhält teilweise wieder einen Ueberzug von Periostknochen. Diese beiden eigenartigen Erscheinungsformen des Knorpels in den Textfigg. 53—59 und 68—71 sind nicht vollkommen verständlich ohne Kenntnis ihrer Entwicklung. Es bleibt unentschieden, wie weit es sich um normale

oder pathologische Erscheinungen handelt. Da sie bei demselben Tier nur einseitig vorkommen und gänzlich von allen anderen bekannten Befunden abweichen, dürfen wir sie bei der allgemeinen Betrachtung unberücksichtigt lassen. Gefäßkanäle sind in großer Zahl vorhanden. Wir beobachteten 6 kurze, im ganzen radiär verlaufende Gefäßkanäle von mäßiger Weite in der nächsten Umgebung des proximalen Diaphysenendes und wenig davon entfernt einen siebenten Kanal, der etwas schräg distalwärts gegen die engste Markraumstelle vordringt. Es folgt dann eine kurze Strecke der Diaphyse, die ganz der Gefäßkanalmündungen entbehrt. Innerhalb der beiden distalen Drittel der Diaphyse finden sich in größerer Zahl Mündungen von Gefäßkanälen, die bald radiär oder quer, bald schräg proximalwärts nach der Gegend der engsten Markraumstelle hin verlaufen. Teilweise erreichen sie den axialen Markraum der Diaphyse, teilweise aber endigen sie auch blind innerhalb des Periostknochens. Ihre Länge und Weite ist außerordentlich verschieden und ebenso auch ihre Auskleidung mit Markknochen, wie aus den Textfiguren ersichtlich ist. Während aber die Gefäßkanalmündungen über den Hauptteil der Diaphyse hin nur einzeln stehen, finden sie sich wieder in größerer Zahl nebeneinander in der Umgebung des distalen Endes der Diaphyse. Der Markrauminhalt ist derselbe wie im Humerus der anderen Seite; nur fielen uns hier mehrfach größere, mit gelblichem Pigment gefüllte Zellen auf.

Von Radius und Ulna der rechten Vordergliedmaße liegt nur eine geringere Zahl von Querschnitten, von den betreffenden Knochen der linken Seite aber eine vollständige Querschnittserie vor. Wir entnehmen daraus, daß bei beiden Knochen die Epiphysen gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel bestehen. Die Diaphyse wird bis zu ihren beiden Enden von einem Markraum durchsetzt, der am Radius einfachere Verhältnisse aufweist. Er ist hier in seinem ganzen mittleren Teil einheitlich und nur in den Endabschnitten durch kleine Knorpel- resp. Knochenbälkchen in einige Unterabteilungen zerlegt. Die Größe der Markraumlichtung wechselt bis zu einem gewissen Grade gleichzeitig mit dem Umfang des Skeletteiles. Der geringste Durchmesser findet sich in einer sehr deutlich proximal von der Mitte des Radius gelegenen Gegend. Die Wand des Markraumes bilden von außen nach innen aufeinander folgende Schichten von Periostknochen, verkalktem oder sklerosierten Knorpel und Markknochen. Die Abgrenzung der verschiedenen Hartsubstanzen gegeneinander ist oft sehr schwierig, ebenso wie beim Humerus, nur hier noch besonders erschwert dadurch, daß die gesamte Markraumwand dünn ist, namentlich innerhalb der distalen Hälfte des Skeletteiles. Die Dicke jeder einzelnen Schicht für sich wechselt erheblich in den verschiedenen Querschnittshöhen und innerhalb desselben Querschnittes wieder nach dessen einzelnen Radien. Im ganzen scheint der Markknochen am vollständigsten und gleichmäßigsten ausgebildet zu sein. Der Diaphysenknorpel ist vielfach auf längere Strecken im mittleren Abschnitt des Skeletteiles unterbrochen, und auch der periostale Knochenmantel erstreckt sich nicht kontinuierlich über die gesamte Oberfläche, sondern zeigt einzelne Lücken, namentlich in der Nähe der Diaphysenenden. An solchen Stellen wird dann die Oberfläche vom verkalkten Diaphysenknorpel oder auch vom Markknochen gebildet. Gefäßkanäle sind in recht großer Zahl vorhanden. Ihre Außenmündungen verteilen sich nicht sehr ausgeprägt auf eine mittlere

und zwei den Diaphysenenden angehörige Gruppen. Sie sind alle kurz, mäßig weit und durchsetzen in geradem oder wenig schräg auf die Markraumenge gerichteten Verlauf die Knochenschale.

Der Aufbau der Ulna ist im ganzen derselbe wie der des Radius. Der Markraum ist aber nicht durch den ganzen mittleren Diaphysenabschnitt einheitlich, sondern zeigt sich in der Gegend der engsten Markraumstelle, die sehr ausgeprägt proximal von der Diaphysenmitte sich vorfindet, von Balken durchsetzt, die teilweise aus Periostknochen, teilweise aus Markknochen bestehen. Es finden sich hier auf eine kurze Strecke ganz ähnliche Bilder, wie wir sie auf Textfig. 58, 59, 60 vom Humerus wiedergegeben haben. Proximal und distal von dieser Stelle besteht ein einheitlicher Markraum, dessen Durchmesser nach den Diaphysenenden hin zunimmt und dessen Wandungen in typischer Weise von Markknochen, Diaphysenknorpel und Periostknochen gebildet werden. Die Dicke der einzelnen Wandschichten wechselt und verhält sich ebenso, wie wir es eben vom Radius geschildert haben. Der streckenweise sehr dünne, öfters auch gänzlich unterbrochene Periostknochen zeigt an manchen Stellen eine sehr ausgeprägte grobfaserige Struktur. Entsprechend der am distalen Ende schlanken Form der Ulna nimmt jenseits der Mitte des Skeletteiles der Markraumdurchmesser in dieser Richtung wieder allmählich ab. Markrauminhalt und Periost verhalten sich wie am Humerus; auch eine Ossifikationsgrube ist an Radius wie Ulna in der bekannten Form nachweisbar. Die in größerer Zahl vorhandenen Gefäßkanäle verteilen sich wie am Radius auf drei Gruppen, verlaufen quer oder wenig schräg nach der Markraumenge zu und besitzen eine geringe Länge neben mittlerer Weite. Nur nahe dem distalen Diaphysenende fiel ein Kanal durch seine besondere Weite auf.

Alle Carpalia sind durchweg aus hyalinem, unverkalktem Knorpel gebildet.

Die vier vorhandenen Metacarpalia stimmen in allen wesentlichen Eigenschaften untereinander überein. Der die Diaphysen durchsetzende Markraum bleibt auf diese beschränkt und erreicht kaum die Diaphysengrenze, so daß am Diaphysenende noch ein ganz ansehnlicher Knorpelkern besteht. Der Markraum ist einheitlich und nur von einer dünnen Markknochenschicht ausgekleidet. Der Diaphysenknorpel ist streckenweise unterbrochen, nirgends ansehnlich entfaltet, die äußere Schale von periostalem Knochen dünn. Am äußersten ulnaren Metacarpale liegt die Markraumenge offenbar distal von der Diaphysenmitte. In dieser Gegend und etwas proximal davon, aber im ganzen der distalen Hälfte des Skeletteiles angehörig, finden sich auch die Mündungen von 7 kurzen, quer verlaufenden Gefäßkanälen. Auch alle übrigen Metacarpalien zeigen mehrere Gefäßkanäle im mittleren Abschnitt. Doch konnte hier die Beziehung zur Markraumenge nicht festgestellt werden. Die beiden mittleren Metacarpalien sind mit mehreren ziemlich kräftigen Längsleisten aus periostaler Knochensubstanz versehen. Mehrere Grundphalangen liegen nicht vollständig in der Serie vor. Sie scheinen in ihrem Bau und der Anordnung der Gefäßkanäle mit der Mehrzahl der Metacarpalien übereinzustimmen, tragen aber keine periostalen Längsleisten.

4. Desmognathus ochrophaeus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 75 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 31 mm; rechte Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Querschnittserie durch einen proximalen Teil des Unterschenkels, Längsschnittserie durch den Rest des Unterschenkels und den Fuß, Schnittdicke 20 μ.

Nach Boulenger (1882) beträgt die Gesamtlänge dieser Form 75 mm; unser Exemplar ist also ausgewachsen.

Die beiden Epiphysen des ca. 4 mm langen Femur bestehen gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel. Die Diaphyse enthält einen langgestreckten Markraum, dessen Wandungen größtenteils von Knochen und nur in geringerem Umfang von Knorpel gebildet werden. Der Markraum besitzt nur in seinem mittleren Abschnitt eine einheitliche Lichtung. An den beiden Enden wird der Hohlraum von mannigfaltig gestalteten Knorpel- resp. Knochenbälkchen durchsetzt und in größere und kleinere Unterabteilungen zerlegt. Dies Balkenwerk ist hier sehr reichlich ausgebildet. Die Ausläufer des Markraumes reichen nicht bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze, sondern endigen in einiger Entfernung von dieser blind. Es umschließt demnach der Knochenmantel der Diaphyse an seinen Enden noch einen massiven Kern von verkalktem, großblasigen Knorpel, der allerdings keine sehr dicke Scheibe darstellt. Der Markraum ist am engsten innerhalb des proximalen Drittels der Diaphyse, etwa an der Grenze von proximalem und zweitem Viertel. Hier beläuft sich sein Durchmesser auf ca. 150 μ. Nach beiden Enden zu, namentlich in distaler Richtung, nimmt der Durchmesser beträchtlich zu. In derselben Gegend ist die Wand des Markraumes nur von periostalem, nicht sehr ausgeprägt grobfaserigem Knochen gebildet, dessen größte Dicke 60 μ beträgt, also im Vergleich zur Größe des Skeletteiles recht gering ist; proximal und distal von dieser Stelle ist die Dicke der Knochenwand meist noch unbedeutender, stellenweise allerdings auch etwas ansehnlicher. Periostaler Knochen bedeckt den größten Teil der Diaphysenoberfläche, wenn auch auf gewisse Strecken, namentlich in der distalen Hälfte des Skeletteiles, nur in ganz dünner Schicht. In der Nähe des distalen Diaphysenendes weist der periostale Knochenbelag mehrfach große Lücken auf, so daß hier die darunter gelegenen Bestandteile des Diaphysenmantels, nämlich der verkalkte resp. sklerosierte Diaphysenknorpel oder der Markknochen direkt an die Oberfläche unter das Periost treten. Markknochen findet sich als Auskleidung des Markraumes in weiter Verbreitung. Er fehlt nur auf eine kurze Strecke innerhalb des proximalen Diaphysendrittels, wie oben bereits erwähnt wurde, und in den äußersten Ausläufern des Markraumes gegen den Knorpelkern der Diaphysenenden zu. Die Dicke des Markknochens ist nirgends bedeutend, aber verhältnismäßig ansehnlich in der distalen, viel geringer in der proximalen Hälfte des Skeletteiles. Sie kann bis zu ca. 20 μ betragen. Nicht überall ist eine deutliche Abgrenzung der verschiedenen Hartsubstanzen gegeneinander möglich, namentlich an solchen Stellen, an denen sklerosierter Knorpel und feinfaseriger Markknochen miteinander in Berührung treten. In der distalen Hälfte des Femur bemerkt man auf eine sehr lange Strecke zwischen den beiden Knochenarten einen dünnen Streifen von verkalktem resp. sklerosierten Diaphysen-

knorpel, der sich von der Epiphyse her sehr weit in die Diaphyse hinein fortsetzt. Ein ähnlicher dünnwandiger Hohlkegel von Diaphysenknorpel fehlt auch in der proximalen Femurhälfte nicht, besitzt aber hier nur ganz geringen Umfang. Der Knorpel fehlt völlig in der erwähnten kurzen Strecke innerhalb des proximalen Drittels des Skeletteiles, wo auch der Markknochen eine Unterbrechung aufweist und der Markraum seinen geringsten Durchmesser besitzt, so daß also hier die Wand nur aus einer relativ dicken Schicht von Periostknochen besteht. Die Lichtung des Markraumes wird ausgefüllt durch ein gefäßführendes zartes Bindegewebe, das dichte Ansammlungen von dunkel gefärbten Rundzellenkernen aufweist und auch in beträchtlicher Zahl große, mehrkernige Riesenzellen enthält. Diese liegen der Innenfläche der Markraumwand an verschiedenen Stellen der Endausläufer dicht an. Aehnliche Zellen finden sich auch an der Außenfläche der Diaphyse in lakunenartige Vertiefungen eingebettet, an denjenigen Stellen, wo der periostale Knochenbelag Lücken aufweist, und an den Mündungen der Gefäßkanäle, die von außen nach innen dem Markraum zustreben. Die Zahl der Gefäßkanäle ist nicht ganz gering. Es fanden sich deren 7—8 auf eine größere Strecke verteilt in der Gegend des distalen Diaphysenendes, resp. innerhalb der distalen Diaphysenhälfte, und zwei in der Nähe des proximalen Diaphysenendes. Die Weite der Gefäßkanäle wechselt, ist aber in keinem Falle bedeutend. Die Länge ist gering, da alle Kanäle direkt quer in radiärer Richtung oder wenig schräg, gegen die Diaphysenmitte zu, die dünne Knochen-Knorpelwand des Markraumes durchbohren. Dasselbe gilt für drei etwa quer verlaufende Kanäle in der Gegend der Markraumenge. Das Periost ist über den größten Teil der Diaphysenoberfläche durch eine nur ganz dünne Schicht von zellreichem Bindegewebe gebildet, dessen Fasern ebenso wie die Längsachsen der ovalen Kerne wesentlich der Längsrichtung des Skeletteiles parallel verlaufen. Etwas dicker ist das Periost an den Diaphysenenden. Hier lagert sich der dünn zulaufende Rand des periostalen Knochenrohres dem Knorpel der Diaphysen-Epiphysengrenze an und wird außen bedeckt von dem Periost, dessen Fasern aus der Grundsubstanz des benachbarten Epiphysenknorpels hervorzugehen scheinen. In diesem Sinne besteht an beiden Enden des Skeletteiles eine Ossifikationsgrube. An der Grenzgegend zwischen dem verkalkten Knorpelkern der Diaphyse und dem unverkalkten Epiphysenknorpel findet sich ein Streifen von sehr zahlreichen, dicht beieinander liegenden, kleinen Knorpelzellen. Offenbar liegt hier eine Zone lebhaften Knorpelwachstums an der Diaphysen-Epiphysengrenze vor.

Die mit dem Femur durch einen Streifen faserknorpeligen Gewebes in kontinuierlichem Zusammenhang stehende Tibia und ebenso die Fibula stimmen in den Grundzügen ihres Aufbaues mit dem Femur überein. Die Epiphysen sind massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel gebildet. Die Wand der Diaphyse ist sehr dünn, abgesehen von einer kräftigen, aber nicht sehr langen periostalen Knochenleiste der Tibia, innerhalb welcher die grobfaserige Beschaffenheit derber ist und deutlich kenntlich wird. Namentlich ist der Markknochen sehr gering ausgebildet. Der Markrauminhalt ist derselbe wie im Femur. Der Markraum reicht beiderseits nicht bis zum Ende der Diaphyse. An der Tibia zählten wir ca. 10 Gefäßkanäle, die sich über eine größere

mittlere Strecke verbreiten, also nicht die Diaphysenenden bevorzugen. Letztere bleiben an der Fibula ebenfalls von Gefäßkanalmündungen frei. Zwei solche fanden sich in größerer Entfernung vom proximalen Diaphysenende im mittleren Abschnitt des Skeletteiles.

Hyaliner unverkalkter Knorpel bildet die sämtlichen Tarsalia. Ganz ähnlich wie die Knochen des Unterarms verhalten sich die Metatarsalia, Grund- und Mittelphalangen. Ihre Auskleidung mit Markknochen ist außerordentlich gering. Einzelne ganz kurze Gefäßkanäle mit querem Verlauf liegen in der Gegend der Mitte dieser Skeletteile. Reste der knorpeligen Anlage scheinen sich durch die ganze Diaphyse hindurch zu ziehen. Die Endphalangen werden dargestellt durch ein kegelförmiges Knorpelstück mit einer Kappe von Periostknochen. Gefäßkanäle und Markraum fehlen.

Zusammenfassung.

Die vier von uns untersuchten Vertreter der Desmognathinae unterscheiden sich nicht sehr in ihren Größenverhältnissen, da die Gesamtlänge zwischen 75 und 115 mm, die Länge des Femur resp. Humerus zwischen 4 und 6 mm schwankt. Unterschiede in der Lebensweise der verschiedenen Species sind uns nicht bekannt. Dementsprechend finden wir auch im ganzen übereinstimmende Zustände im Aufbau der Skeletteile, und es erscheint nur befremdlich, wenn wir an dem der Größe nach in der Mitte stehenden Exemplar von D. quadrimaculatus (Gesamtlänge 98 mm) ein völlig primitives Verhalten der Ulna feststellen. Die schwer verständlichen Einrichtungen des rechten Humerus von D. brimleyorum erscheinen durch den Vergleich mit dem linken Humerus als abnorm und können weiterhin unberücksichtigt bleiben.

Die eben erwähnten Ausnahmen abgerechnet, zeigen alle langen Skeletteile in den Extremitäten der Desmognathinae, wie gesagt, weitgehende Uebereinstimmungen ihres Baues. Wir finden überall in der Diaphyse einen im Vergleich zu deren Dimensionen ansehnlichen Markraum, dessen Wand von verhältnismäßig nicht sehr dicken Schichten feinfaseriger und grobfaseriger Knochensubstanz im Verein mit verkalktem und sklerosiertem Knorpel gebildet wird. Am geringsten ist die Ausdehnung des Markraumes in einigen der nicht vollständig untersuchten Metacarpalien und Phalangen. Er reicht hier nämlich nicht bis an die Diaphysen-Epiphysengrenzen, sondern besitzt sein blindes Ende bereits in einiger Entfernung von diesen (D. brimleyorum). Aehnliches Verhalten zeigen das kurze Femur, Tibia, Fibula, Metatarsalien und Phalangen der kleinsten Species, D. ochrophaeus, möglicherweise ein Jugendzustand. Im Radius von D. quadrimaculatus dehnt sich der Markraum proximal bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze aus, endigt aber distal bereits in einiger Entfernung davon. Die Ausdehnung des Markraumes fällt ungefähr mit derjenigen der Diaphyse zusammen in den beiden Vorderarmknochen von D. brimleyorum und im Radius von D. fuscus. In allen übrigen Skeletteilen überschreitet der Markraum die Grenzen der Diaphyse und dringt bis in das Zentrum einer, und zwar stets der proximalen Epiphyse ein. Dies ist der Fall in der Ulna und dem Humerus von D. fuscus und in den Humeri von D. quadrimaculatus und brimleyorum. Im ganzen scheint demnach die Ausdehnung des

Markraumes mit der Größe des betreffenden Skeletteiles zuzunehmen. In den kleineren Knochen stellt der Markraum eine einheitliche Höhle dar. Je mehr die Größe der Knochen und die Ausdehnung des Markraumes zunimmt, um so komplizierter wird dessen Gestalt. Zuerst finden sich nur die beiden Enden des Markraumes, die zugleich entsprechend der Form der Diaphyse die weitesten Abschnitte darstellen, von Bälkchen und Blättchen aus verschiedenen Stützsubstanzen durchsetzt und dadurch in eine größere oder geringere Zahl von Unterabteilungen zerlegt. Dieser Befund ist bei weitem am häufigsten und zeigt sich nicht nur in den Unterarmknochen, sondern auch im Humerus von D. fuscus. Eine weitere Komplikation tritt dadurch hinzu, daß auch im mittleren Diaphysenabschnitt Bälkchen in die Markraumlichtung einragen, wie in der Ulna und dem Humerus von D. brimleyorum und dem Humerus von D. quadrimaculatus, doch pflegt auch hier ein kurzer Markraumabschnitt in der proximalen Diaphysenhälfte eine völlig einheitliche Lichtung aufzuweisen. Die beiden letzterwähnten Humeri stellen mit einer Länge von 6 mm die größten untersuchten Skeletteile der Desmognathinae dar. Besonders komplizierte Anordnungen von Markraumbälkchen beobachteten wir bei D. brimleyorum sowohl im Humerus wie in der Ulna. Der Durchmesser des Markraumes wechselt. Seine geringste Länge findet sich in den drei Humeri stets sehr deutlich proximal von der Mitte der Diaphyse, innerhalb des proximalen Drittels oder, bei D. brimleyorum, sogar etwa an der Grenze von 1 und 2 Viertel der Diaphyse. Dasselbe ist der Fall im Femur von D. ochrophaeus. Der geringste Durchmesser des Markraumes in den großen Skelettstücken, Femur und Humerus, schwankt zwischen 120 und 200 μ, also in recht beträchtlichen Grenzen, ganz unabhängig von der Länge der betreffenden Skeletteile und der Größe der zugehörigen Individuen. Alle diese Maße sind an Längsschnitten gewonnen und, da die Schnittrichtung in diesen leicht senkrecht oder schräg zu dem kleinsten Durchmesser des ovalen Markraumquerschnittes geführt sein kann, nicht ganz maßgebend. Am zuverlässigsten ist jedenfalls das bei D. quadrimaculatus beobachtete Maß von 120 μ; damit stimmt auch ganz gut überein, daß wir bei dem, allerdings im übrigen vielfach abnormen, rechten Humerus von D. brimleyorum einen kleinsten Markraumdurchmesser von etwa 100 μ auf dem Querschnitt konstatierten. Noch geringer als an der Markraumenge der Diaphyse ist der Markraumdurchmesser auf eine kurze Strecke am Collum humeri. In der Ulna von D. fuscus beträgt der Markraumdurchmesser auf dem Querschnitt nur 45—48 μ. Andere Maße wurden nicht genommen. Was die Lage der Markraumenge zur Länge der Diaphyse resp. des ganzen Skeletteiles in einigen anderen kleineren Knochen betrifft, so fanden wir sie proximal in Radius und Ulna von D. fuscus und brimleyorum, anscheinend auch im Radius von D. quadrimaculatus und distal von der Mitte nur im Metacarpale V von D. brimleyorum.

Die Epiphysen bestehen größtenteils massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel. Ausgenommen sind nur die proximalen Epiphysen der sämtlichen Humeri und der Ulna von D. fuscus. Diese zeigen einen relativ dünnen Ueberzug von unverkalktem Knorpel, während der zentrale Teil verkalkt ist, soweit er nicht durch unregelmäßig geformte größere und kleinere Markräume ersetzt wurde.

Den Markrauminhalt bildet ein gefäßführendes, lockeres Bindegewebe, das von dichten Haufen von Kernen durchsetzt ist. Bei D. fuscus, quadrimaculatus und ochrophaeus sind die Kerne vorwiegend rundlich und dunkel gefärbt. Dazwischen finden sich zahlreiche Riesenzellen, aber keine Fettzellen. Das Knochenmarkgewebe von D. brimleyorum zeichnet sich durch seinen Reichtum an rundlichen Zellen mit runden, ovalen und namentlich auch polymorphen Kernen aus. Auch Fettzellen kommen hier vor, aber nicht in großer Verbreitung.

Die Wand der Diaphyse besteht, wie schon erwähnt, aus Periostknochen, Knorpel und Markknochen. Der mehr oder weniger deutlich grobfaserige Periostknochen bildet die äußere Umhüllung. Seine Dicke schwankt innerhalb der Längenausdehnung der Diaphyse, aber auch innerhalb der verschiedenen Radien desselben Querschnittes. Am beträchtlichsten ist die Periostknochendicke stets in der Gegend der engsten Markraumstelle. Die Größe des mittleren Durchmessers der Periostknochenschicht an ihrer dicksten Stelle in der Gegend der Markraumenge geht parallel der Größe des Skeletteiles; sie mißt 60 μ an dem 4 mm langen Femur von D. ochrophaeus, 65 μ an dem 5 mm langen Humerus von D. fuscus, 110 resp. 120 μ an den 6 mm langen Humeri von D. quadrimaculatus und brimleyorum. Nach den beiden Enden der Diaphyse zu nimmt die Periostknochendicke sehr beträchtlich ab. Namentlich erscheint dies auffällig in dem großen, distal von der Markraumenge gelegenen Abschnitt des Skeletteiles. In der Nähe der Diaphysen-Epiphysengrenze beobachteten wir an den Humeri von D. fuscus und brimleyorum sowie am Femur von D. ochrophaeus Durchbrechungen des periostalen Knochenmantels. Durch diese Lücken tritt der darunter gelegene Knorpel oder eventuell auch der Markknochen an die Oberfläche des Skeletteiles. In den kleineren Knochen stimmt die Anordnung des hier meist sehr dünnen Periostknochens in allen wesentlichen Punkten mit der eben gegebenen Schilderung überein. Am Metacarpale III und IV von D. brimleyorum fielen mehrere längsverlaufende, nicht sehr umfangreiche Leisten aus periostaler Knochensubstanz auf.

Das Verhalten des feinfaserigen, in dickeren Schichten deutlich aus zahlreichen, dünnen Lamellen zusammengesetzten Markknochens ist vielfach dem des Periostknochens direkt entgegengesetzt. Er bildet eine mehr oder weniger vollständige Auskleidung des Markraumes. Stets fehlt er in dessen äußersten Ausläufern und unter den großen Knochen auch in der Gegend der Markraumenge im Femur von D. ochrophaeus. Bei letzterem Tier ist er überhaupt nicht sehr ansehnlich ausgebildet. Die Dicke seiner Schichten und seine Ausbreitung nimmt offenbar zu mit der Größe der Skeletteile sowie der Größe und dem Alter der Tiere. Innerhalb der Diaphyse besitzt der Markknochen seinen geringsten Durchmesser stets in der Gegend der Markraumenge. Er mißt hier 10 μ in dem 5 mm langen Humerus von D. fuscus und 20—30 μ in den 6 mm langen Humeri von D. quadrimaculatus und brimleyorum. Bei letzterem Tier machen sich innerhalb der Markknochenauskleidung sehr unregelmäßige Verhältnisse der konzentrischen Schichtung bemerklich, die auf mannigfache abgelaufene Resorptionsprozesse hindeuten. Gegen die beiden Enden der Diaphyse zu nimmt stets die Dicke der Markknochenschicht zu. Namentlich ist dies distalwärts der Fall. Im Humerus von D. fuscus beobachteten wir an der inneren Oberfläche des Markknochens eine

einfache Reihe von ovalen Kernen, die offenbar einer Osteoblastenschicht angehören. Die kleineren Knochen von Unterarm und Unterschenkel sowie von Hand und Fuß zeigen, soweit sie mit einem Markraum versehen sind, ähnliche Zustände des Markknochens wie Humerus und Femur, nur sind hier überall die Markraumwände sehr dünn, und dementsprechend besitzt der Markknochen nur geringe Dicke.

In wechselndem Umfang ist endlich noch Knorpel an dem Aufbau der Diaphyse beteiligt. Dieser Diaphysenknorpel ist entweder dunkelblau gefärbt und verkalkt, oder er zeigt rötlich gefärbte Höfe um die Knorpelhöhlen und befindet sich in einem Zustand, den wir als sklerosiert bezeichneten. Die Abgrenzung von feinfaserigem Markknochen und sklerosiertem Knorpel ist oft schwierig oder auch unmöglich an solchen Stellen, an denen beide Hartsubstanzen nur in geringer Dicke vorhanden sind. Im allgemeinen gilt, daß der Diaphysenknorpel verhältnismäßig am stärksten ausgebildet ist, je kleiner der betreffende Skeletteil ist. In den Metacarpalien, Metatarsalien und Phalangen, deren Diaphyse nicht in ihrer ganzen Länge von einem Markraum durchzogen wird, umschließen die beiden Enden des periostalen Knochenrohres noch einen größeren oder kleineren massiven Knorpelkern, in dessen innerstem Bezirk die blinden Enden der Markraumausläufer sich vorfinden. Dasselbe gilt auch für Radius und Ulna, soweit nicht der Markraum die Diaphysen-Epiphysengrenze überschreitet, um in die proximale Epiphyse einzudringen, auch für Tibia und Fibula und sogar noch für das Femur von D. ochrophaeus. Gänzlich fehlt der massive Knorpelkern in den drei Humeri, den größten untersuchten Skelettstücken, auch an demjenigen Ende der Diaphyse, das nicht von Markraumausläufern nach der Epiphyse zu überschritten wird. In dem Hauptabschnitt der Diaphyse erscheint der Diaphysenknorpel nur als eine ganz dünne, zwischen Periost- und Markknochen eingeschobene Schicht. Diese scheint sich in manchen Metacarpalien, Metatarsalien und Phalangen durch den ganzen Skeletteil hindurchziehen zu können. Meist aber, und vor allem in den größeren Skelettstücken, ist der Diaphysenknorpel nicht kontinuierlich, sondern streckenweise unterbrochen. Er fehlt im Femur und den Humeri, nicht ebenso deutlich auch in den Elementen von Unterarm und Unterschenkel, in der Gegend der engsten Markraumstelle. Außerdem zeigt der Diaphysenknorpel auch noch mehrfache andere Unterbrechungen im Humerus von D. brimleyorum. Sehr deutlich bemerkt man im Femur von D. ochrophaeus sowie in den Humeri von D. fuscus und quadrimaculatus, daß der Diaphysenknorpel in der distalen Hälfte des Skeletteiles viel stärker ausgebildet ist als in der proximalen.

Da, wie eben erwähnt wurde, der Diaphysenknorpel in der Gegend der Markraumenge fehlt, so berechnet sich der für die Kenntnis des Ossifikationsvorganges interessante geringste Durchmesser des periostalen Knochenzylinders aus der Summe des geringsten Markraumdurchmessers und der doppelten Summe der geringsten Markknochendicke, die in derselben Gegend beobachtet wird. Demnach stellt sich das gesuchte Maß für das Femur von D. ochrophaeus bei fehlendem Markknochen auf 150 μ, im Humerus von D. quadrimaculatus auf 160 μ und im Querschnitt des abnormen Humerus von D. brimleyorum auf 120 μ. Sehr viel größere Zahlen ergeben die Beobachtungen an den Humeri von D. fuscus und D. brimleyorum im Längsschnitt, nämlich 220 resp. 250 μ.

Das den äußeren Ueberzug der Knochen bildende Periost ist stets eine dünne Schicht von nicht sehr grobfaserigem Bindegewebe mit zahlreichen ovalen Kernen. Gegen die Epiphysen zu wird das Periost etwas dicker, und seine Fasern setzen sich in die Grundsubstanz des Knorpels fort. Nach innen von dieser verdickten Partie liegt das dünne Ende des periostalen Knochenrohres, in eine Art Ossifikationsgrube eingebettet, dem axialen Knorpel an. Knorpelartige Zellen konnte ich in dem Periost nicht nachweisen. Nur am Femur von D. ochrophaeus findet sich, anschließend an die Ossifikationsgrube, am Rande des zentralen Knorpelkernes eine deutliche Zone von wuchernden Knorpelzellen. Im übrigen war eine Knorpelproliferationszone an der Diaphysen-Epiphysengrenze nirgends sichtbar. An den Stellen, wo der periostale Knochenmantel nahe den Diaphysenenden Lücken aufweist, lagen im Periost des Femur von D. ochrophaeus mehrkernige Riesenzellen, die offenbar als Osteoklasten tätig sind und die Durchbrechungen des Periostknochens veranlassen.

Der Markraum steht mit der Umgebung durch Gefäßkanäle in Verbindung. Diese zeigen ein sehr mannigfaltiges Verhalten. Ihre Zahl steht offenbar in gewissen Beziehungen zu der Größe der betreffenden Skeletteile. In den Metacarpalien, Metatarsalien und Phalangen bemerken wir meist einen oder auch mehrere Gefäßkanäle von geringer Länge und Weite in der Gegend der Diaphysenmitte. Aehnlich scheinen sich auch Tibia und Fibula von D. ochrophaeus zu verhalten. Im Metacarpale V von D. brimleyorum zählen wir 7 Gefäßkanäle im mittleren Abschnitt der Diaphyse, proximal von der distal zur Diaphysenmitte gelegenen Markraumenge. Dieses Tier ist überhaupt besonders reich mit Gefäßkanälen versehen. Gleichzeitig ist es das größte der untersuchten Exemplare, zwar nicht nach der Gesamtlänge des Körpers, sondern nach der gewiß bedeutungsvolleren Rumpflänge, und vielleicht auch das älteste. Es scheint also die Zahl der Gefäßkanäle mit der Größe und dem Alter des Tieres zuzunehmen. Der kleinste Humerus ist der von D. fuscus. Er besitzt nur drei Gefäßkanäle, von denen zwei, innen nahe der Diaphysenmitte beginnend, nach kurzem, wenig schrägem Verlauf an der Oberfläche der distalen Diaphysenhälfte münden, während der dritte ausschließlich der proximalen Epiphyse angehört. Der etwas größere Humerus von D. quadrimaculatus besitzt mehrere Gefäßkanäle je am proximalen und distalen Ende und außerdem noch 1—2 in der Nähe der Mitte der Diaphyse. Endlich in dem nicht wesentlich größeren Humerus von D. brimleyorum, dem größten und stärksten Tier, bestehen ebenfalls drei Gruppen, eine proximale, eine distale und eine mittlere, von denen jede eine größere Zahl von Gefäßkanälen umfaßt. Viele von diesen Kanälen durchsetzen auf dem kürzesten Wege in querer oder radiärer Richtung die Wand des Markraumes. Die übrigen streben mehr oder weniger schräg der Markraumenge zu. Eine einzige Ausnahme von entgegengesetztem Verlauf beobachteten wir bei D. quadrimaculatus. Nur bei D. brimleyorum besitzen die Gefäßkanäle eine Auskleidung mit feinfaserigem Knochen. Am Femur von D. ochrophaeus bestehen ebenfalls drei nicht sehr deutlich gesonderte Gruppen von Gefäßkanälen. Wir fanden zwei Kanäle nahe dem proximalen Diaphysenende. An diese schließen sich an drei Kanäle, die der sehr weit proximal gelegenen Markraumenge entsprechen, und endlich verteilen sich auf die distale Diaphysenhälfte und die Um-

gebung des distalen Diaphysenendes noch 7—8 Kanäle. Diese reiche Versorgung des kurzen und wahrscheinlich jugendlichen Femur von D. ochrophaeus entspricht nicht der Annahme, daß ein direkter Zusammenhang zwischen Größe des Skeletteiles und Zahl der Gefäßkanäle besteht. Der Humerus von D. fuscus ist um 1 mm länger als das Femur von D. ochrophaeus und besitzt doch nur 3 Gefäßkanäle. Allen großen Skeletteilen ist anscheinend gemeinsam ein größerer Reichtum der distalen Diaphysenhälfte an Gefäßkanälen. Die Zahl der Gefäßkanäle an den Unterarmknochen ist geringer als an den Humeri. Bei D. fuscus bestehen 2 Kanäle an der Ulna, einer am Radius mit querem Verlauf proximal von der Diaphysenmitte, etwa der engsten Markraumstelle entsprechend. Die Ulna von D. quadrimaculatus entbehrt aller Gefäßkanäle, während der Radius deren zwei, etwas proximal von der Diaphysenmitte, aufweist. Beide Unterarmknochen von D. brimleyorum aber sind mit einer größeren Anzahl von Gefäßkanälen versehen, die sich auf drei nicht recht deutlich gesonderte Gruppen verteilen.

In scharfem Gegensatz zu all den eben geschilderten Skeletteilen steht die Ulna sowie einige Metacarpalien und Phalangen von D. quadrimaculatus und die Endphalangen des Fußes von D. ochrophaeus. Hier finden wir ganz einfache Zustände. Als Grundlage des Skeletteiles dient ein in dem mittleren Abschnitt schlanker, an den Enden angeschwollener Knorpelstab, der von einer periostalen Knochenschale umhüllt ist und in der Ausdehnung dieser Knochenschale eine mehr oder weniger tiefgreifende Oberflächenverkalkung aufweist. Die Endphalangen sind bei D. quadrimaculatus verhältnismäßig lang. Ob auch noch bei anderen Desmognathinae ähnliche einfache Zustände in Phalangen, namentlich Endphalangen, vorkommen, ist nicht bekannt, kann auch nicht ausgeschlossen werden. Der Befund an der Ulna steht aber jedenfalls ganz isoliert im Vergleich mit den übrigen untersuchten Formen.

Aus unseren Befunden können wir also schließen, daß bei den etwa gleichgroßen Desmognathinae die Ossifikation auch annähernd zu gleicher Zeit einsetzt, nämlich mit der periostalen Ablagerung beginnt, wenn der geringste Durchmesser des knorpeligen Achsenstabes in den Skeletteilen des ersten, proximalen Extremitätenabschnittes eine Größe von 120—160 μ erreicht hat. Der Markraum dehnt sich allmählich in fast allen Skeletteilen nach den Diaphysenenden aus und überschreitet in den größeren Knochen die Diaphysen-Epiphysengrenze nur nach einer Richtung, und zwar proximal (Humerus von D. fuscus, quadrimaculatus, brimleyorum, Ulna von D. fuscus). Diesem Verhalten entspricht das Wachstum der betreffenden Skeletteile. Ueberall dort, wo die proximale Epiphyse Markraumausläufer enthält, zeigt die Lage der Markraumenge und größten Dicke des Periostknochens sowie das Verhalten des Diaphysenknorpels ein distal stärkeres Wachstum an. Ein am proximalen Ende der Diaphyse lebhafteres Wachstum konnten wir nur am Metacarpale V von D. brimleyorum erkennen. Die Gefäßkanäle treten offenbar zuerst in der Gegend der Diaphysenmitte resp. Achsenteilenge auf. Dies ist das allgemeine Verhalten in den kleinen Skelettstücken. Nehmen die Skeletteile an Größe zu, so tritt zu der ursprünglichen mittleren noch je eine proximale und distale Gruppe von Gefäßkanälen. Je lebhafter das Knochenwachstum ist, um so zahlreicher sind die Gefäßkanäle in dem

rascher wachsenden Abschnitt, wie wir an allen Humeri deutlich sehen. Ein Gefäßkanal, der nur der Epiphyse und zwar der proximalen angehört, fand sich ausschließlich in dem Humerus von D. fuscus, dem kleinsten der drei untersuchten Oberarmknochen. Die periostale Knochenbildung ist nicht gering im Vergleich mit entsprechend großen Skelettstücken von Perennibranchiaten. Viel stärker ist aber die Produktion von Markknochen, der in den kleineren Knochen der Perennibranchiaten ganz oder fast ganz fehlt. Ein Vergleich mit den großen Knochen der letzteren ist kaum durchzuführen.

Alle Carpalia und Tarsalia der Desmognathinae bestehen massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel.

b) Plethodontinae.

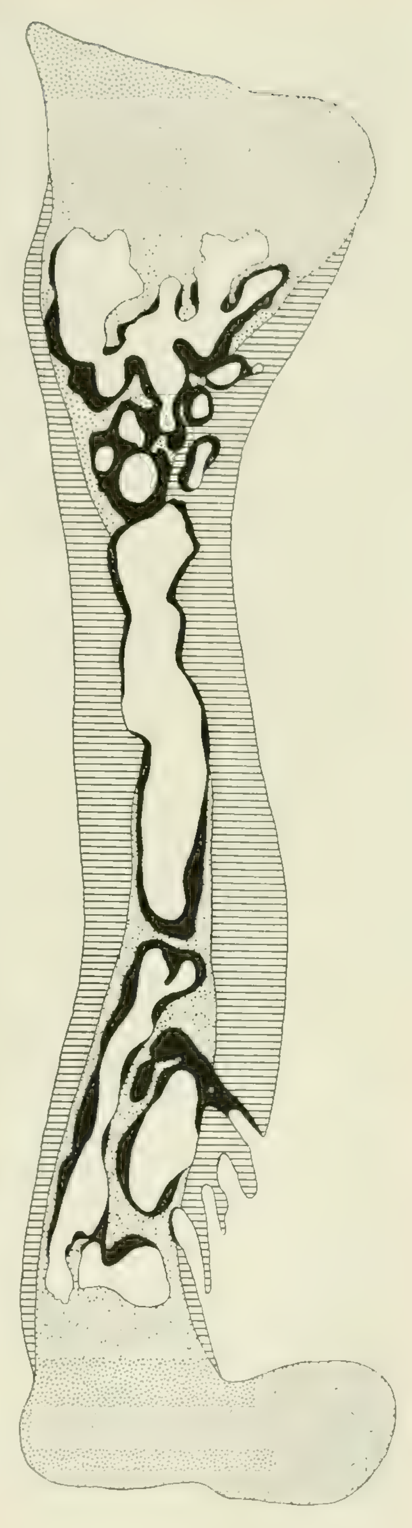
1. Spelerpes ruber.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 165 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 90 mm; linke Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Unterschenkel und Fuß, Schnittdicke 25 μ.

Nach Boulenger (1882) beträgt die Gesamtlänge beim ♂ 120 mm, beim ♀ 166 mm, die Entfernung von der Schnauze zur Kloake 69 resp. 90 mm. Unser Exemplar wäre demnach voll ausgewachsen.

Das etwa 9 mm lange Femur besteht aus einer größtenteils knöchernen Diaphyse und den beiden durchaus knorpeligen Epiphysen (vgl. Textfig. 72). Der Knorpel hat in den beiden Epiphysen überall hyaline Beschaffenheit. In den zentralen Teilen deutet hier und da eine fleckige dunkelblaue Färbung der Grundsubstanz in kleinen Bezirken auf Verkalkung. Die Zellen sind an der Oberfläche klein, liegen sehr dicht aneinander und erscheinen nach der Gelenkhöhle zu wenig abgeplattet. Im Hauptteil des Epiphysenknorpels sind die Zellen recht groß, rundlich und unregelmäßig verstreut. Sie liegen einzeln oder in kleinen Gruppen beisammen und sind durch reichliche Mengen von Intercellularsubstanz voneinander getrennt. An der Grenze von Epiphyse und Diaphyse ändert sich das Verhalten der Knorpelzellen. Hier findet sich eine dünne, in querer Richtung ausgebreitete Schicht von sehr zahlreichen, kleinen, dicht beieinander liegenden Zellen. Namentlich fallen am Rande des periostalen Knochenrohres der Diaphyse Gruppen eng zusammenliegender, ganz kleiner Knorpelzellen auf, die als Proliferationsgebiete zu deuten sind. Knorpelfaserungen fehlen hier gänzlich.

Von den beiden Epiphysen her setzt sich der Knorpel kontinuierlich in die Diaphyse hinein fort, wobei sein Durchmesser beständig abnimmt bis auf etwa 0,30 mm. Die von beiden Enden her in die Diaphyse vordringenden Knorpelkegel verschmelzen aber nicht untereinander, sondern ihre Spitzen sind auf eine etwa 1,2 mm lange Strecke durch einen längsverlaufenden Markraum getrennt. Außerdem durchsetzen zahlreiche gefäßführende Hohlräume die Knorpelkegel im Bereich der Diaphyse. Die beiden Knorpelkegel haben verschiedene Länge. Der distale ist ganz wesentlich länger als der proximale. Den äußeren Abschluß der ganzen Diaphyse bildet ein Mantel von grobfaseriger Knochensubstanz, der in der Gegend der Diaphysenmitte oder etwas proximal davon eine größte Dicke von etwa 300 μ besitzt und nach den beiden Enden zu allmählich ausläuft.



Der Diaphysenknorpel ist ausgezeichnet durch außerordentlich große Knorpelhöhlen, die, meist in größerer Zahl dicht beisammenliegend, ansehnliche Gruppen bilden. Letztere sind namentlich an den Enden der Diaphyse in ausgeprägten Längsreihen angeordnet. Zwischen ihnen finden sich nur schmale Streifen von Knorpelgrundsubstanz, die besonders in den mittleren Teilen des Skelettstückes sich ganz dunkelblau färbt und anscheinend verkalkt ist. Vielfach hat der Knorpel auch insofern eine Veränderung erfahren, als die Knorpelhöhlen umschlossen sind durch rundliche Bezirke, die sich mit Eosin ziemlich lebhaft und gleichmäßig rot färben und gegen den verkalkten Knorpel scharf abheben. Die Ausdehnung dieser Bezirke wechselt, indem sie bald nur eine, bald mehrere Höhlen umfassen. Vielfach ist der Umfang dieser Höhlen sehr gering, so daß sie fast ganz von dem kleinen ovalen oder unregelmäßig geformten Kern ausgefüllt sind (vgl. Taf. 3, Fig. 14). Es scheint sich also bei dieser Knorpelsklerose um eine Veränderung zu handeln, die nicht nur die Grundsubstanz ergreift, sondern auch zu einer Verengerung der Zellhöhlen führt. Diese Bilder können gelegentlich den Anschein erwecken, daß hier Knorpelzellen in Knochenzellen und Knorpelgrundsubstanz in Knochengrundsubstanz sich umwandelt. Derartiger Knorpel ist aber meist bei einiger Erfahrung ganz wohl von echtem Knochen zu unterscheiden, wenn auch gelegentlich die Abgrenzung beider gegeneinander schwierig sein kann (vgl. Taf. 3, Fig. 15), sofern es sich um feinfaserigen Knochen handelt. Letzterer kleidet in wechselnd dicken Lagen die von außen in den Skeletteil

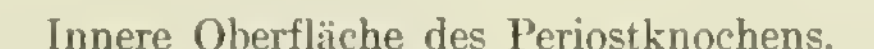
Fig. 72. Spelerpes ruber, Femur. Längsschnitt, Schema, aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 28,3 : 1.

eindringenden Gefäßkanäle zum größten Teil ihrer Länge aus und verbreitet sich an den Wandungen des axialen Markraumes der Diaphyse und seiner Endverästelungen. Nur die äußersten Markraumausläufer nahe den Epiphysen entbehren eines Markknochenbelages. Dieser zeigt im Gegensatz zu dem sklerosierten Knorpel eine sehr deutliche Zusammensetzung aus dünnen, homogenen oder feinfaserigen Lamellen und grenzt sich nach außen durch eine im ganzen gleichförmige Linie ab, während aus der Verschmelzung mehrerer sklerosierter Knorpelkapseln sehr unregelmäßig konturierte Bezirke hervorgehen. Die Zellen bieten in den dünnen Knochenschichten nicht viel Charakteristisches. Sie liegen in mäßig großen Höhlen, die stellenweise unregelmäßig, meist oval oder spindelförmig gestaltet sind und dann den Lamellen entsprechend abgeplattet erscheinen. Von den Knochenhöhlen gehen einzelne feine Kanälchen aus. An manchen Stellen erscheint der ganze feinfaserige Knochen von zahlreichen, unregelmäßigen, bisweilen auch untereinander annähernd parallel laufenden Spalträumen durchsetzt, die wohl ein durch die Fixierung hervorgerufenes Kunstprodukt darstellen. An der inneren, das Kanallumen begrenzenden Oberfläche der feinfaserigen Knochenschicht sieht man häufig eine einfache Reihe von langen spindelförmigen Kernen anliegen. Der Markknochenbelag des Markraumes ist relativ dünn, stellenweise auch unterbrochen, im mittleren Abschnitt der Diaphyse und wird stärker nach den Enden zu, wo er bis zu ca. 75 µ Dicke anwächst.

Die Gefäßkanäle beginnen mit mehrfachen Mündungen an der Oberfläche des Skeletteiles in der Gegend der beiden Diaphysenenden. Eine stärkere Versorgung des einen Diaphysenendes mit Gefäßkanälen ist nicht recht deutlich. Die Kanäle des proximalen Diaphysenendes dehnen sich offenbar bis in die Gegend des geringsten Durchmessers des Achsenteiles aus, die recht weit proximal liegt. Die Anfangsstücke durchsetzen den periostalen Knochenmantel in schräger Richtung gegen die Diaphysenmitte zu und sind ziemlich eng. Innerhalb des Knorpelkernes werden die Lumina der Gefäßkanäle im ganzen weiter, ihr Durchmesser wechselt aber hier in ziemlich beträchtlichen Grenzen. In der Gegend der beiden Diaphysenenden stehen die Gefäßkanäle untereinander in Verbindung und entsenden Seitenäste. Sie verlaufen teilweise nach der Diaphysenmitte zu, teilweise nach der Richtung der Epiphysen. Hier dringen sie offenbar in den durch Längsreihen der Knorpelzellen ausgezeichneten verkalkten und sklerosierten Knorpel in ähnlicher Weise vor, wie wir dies von der enchondralen Ossifikation höherer Wirbeltiere her kennen. Sie erreichen nicht das Niveau der äußersten Grenzen des periostalen Knochenrohres. Nach der Diaphysenmitte zu fließen die Gefäßkanäle zu einem langen, schmalen Hohlraum zusammen, der auf eine längere Strecke in ziemlich gerader Richtung die Achse des Skeletteiles durchsetzt. Sein geringster Durchmesser beläuft sich inkl. der dünnen, feinfaserigen Knochenauskleidung auf etwa 200 µ, wobei auf die Markraumlichtung etwa 150 µ, auf den Markknochenbelag jederseits etwa 25 µ entfallen. Die dünnste Stelle liegt offenbar in der proximalen Diaphysenhälfte. Die Auskleidung der Gefäßkanäle mit einer wechselnd dicken, aber nirgends sehr ansehnlichen Schicht von feinfaseriger Knochensubstanz fehlt stets am Anfangsteil der Kanäle. Die Grenze zwischen grobfaserigem Periost-

und feinfaserigem Markknochen ist anscheinend überall eine scharfe. Den Inhalt der Gefäßkanäle und Markräume bildet in Begleitung von Blutgefäßen ein zartes, lockeres Bindegewebe als Träger sehr zahlreicher, dicht zusammengedrängter Knochenmarkzellen, auf deren Histologie hier nicht näher eingegangen werden soll.

Der äußere periostale Knochenmantel der Diaphyse besteht aus einem grobfaserigen Knochengewebe, dessen Fibrillenbündel in ihrem vorwiegenden Längsverlauf namentlich deutlich sichtbar sind. Eine konzentrische Schichtung ist wenig ausgeprägt durch schwache dunkle Längsstreifen, die in unregelmäßigen, ziemlich breiten Abständen der Knochenoberfläche annähernd parallel verlaufen. Die großen, oft mit zahlreichen Ausläufern versehenen Knochenhöhlen besitzen weder eine regelmäßige Form noch Anordnung. Auffällig ist, daß öfters zwei, auch drei Knochenhöhlen in breiter Verbindung untereinander stehen und gelegentlich eine größere Zahl (5—6) in einer Längsreihe dicht nebeneinander liegen, ähnlich den zelligen Elementen einer Sehne (vgl. Textfig. 73).



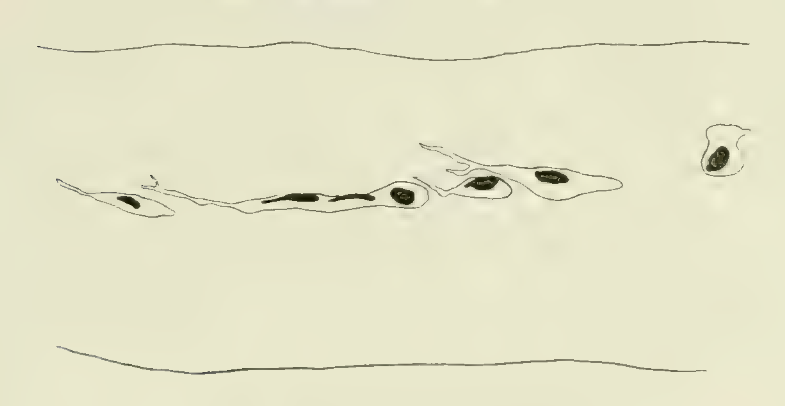


Fig. 73. Spelerpes ruber, Femur. Längsschnitt, Knochenzellen aus dem Periostknochen. Vergr. 450:1.

Das Periost stellt eine im ganzen dünne, nur an den Diaphysenenden dickere Schicht von ziemlich kernreichem Bindegewebe dar, das sich gegen die Umgebung nicht scharf abgrenzt und mit dem Knochen innig verbunden ist durch Fibrillenbündel, die in die Knochengrundsubstanz übertreten. Typische Osteoblasten waren nirgends zu sehen. In der Gegend der sogenannten Ossifikationsgrube liegt der Rand des periostalen Knochenrohres dem Knorpel der Epiphyse innig an, und die Fasern des Periostes setzen sich in die Grundsubstanz des Knorpels fort. Es kommt auch vor, daß in dieser Gegend zwischen den periostalen Bindegewebsfasern einige Zellen vom Charakter der Knorpelzellen in einer Längsreihe hintereinander liegen.

Denselben Bau wie das Femur zeigen, wenigstens in den Grundzügen, alle anderen langen Knochen der Hinterextremität von Spelerpes ruber. Einige spezielle Eigentümlichkeiten bedürfen aber besonderer Erwähnung. Die proximale Epiphyse der Tibia trägt an ihrer Oberfläche gegen das Kniegelenk zu eine dicke, faserknorpelige Platte, in welche der hyaline Epiphysenknorpel kontinuierlich sich fortsetzt. Die faserknorpelige Platte geht in einen ebensolchen Streifen über, und dieser verschmilzt mit einer entsprechenden Gewebsmasse, welche eine Fossa intercondyloidea femoris ausfüllt. Die proximalen Enden von Tibia und Fibula stehen in breiter Ausdehnung durch faserknorpeliges Gewebe untereinander in kontinuierlichem Zusammenhang. Daneben fehlt aber ein Gelenkspalt nicht ganz. Aehnlich verhalten sich auch die Verbindungen zwischen den Elementen des Fußskeletts, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll. Innerhalb der Diaphyse von Tibia und Fibula, ebenso wie von Metatarsalien und Phalangen ist nur noch sehr wenig verkalkter und sklerosierter Knorpel erhalten. Vielmehr wird die Achse der Diaphyse überall eingenommen durch einen fast einheitlichen großen Markraum, in welchen nur in den größeren Skeletteilen von den Wandungen her noch unregelmäßige schlanke Balken von Knorpel, hier und da mit dünnen Auflagerungen feinfaseriger Knochensubstanz, einragen. Auch an den Wandungen des Markraumes findet sich nur auf kurzen Strecken ein dünner Belag von feinfaserigem Knochengewebe. Der zentrale Markraum ist aus der Vereinigung einer Anzahl von Gefäßkanälen hervorgegangen, die in der Gegend des Mittelstückes der Diaphyse, meist ziemlich entfernt von den Enden des periostalen Knochenrohres, von außen her eindringen. In der Gegend der Diaphysenmitte durchsetzen sie ziemlich direkt in radiärer Richtung die Knochenschale, während sie proximal und distal davon in schräger Richtung der Diaphysenmitte zustreben. In Tibia und Fibula schienen die Gefäßkanäle in der proximalen Hälfte reichlicher entfaltet zu sein als in der distalen. Ein sicherer Entscheid ist an den Schrägschnitten durch diese Skelettstücke nicht zu treffen. Ueber alle übrigen Einzelheiten, das Aussehen von Knorpel und Knochen, den Inhalt der Markräume und das Verhalten von Periost und Ossifikationsgrube gilt das oben vom Femur Bemerkte. Die Tarsalelemente bestehen durchweg aus hyalinem unverkalkten Knorpel.

2. Manculus quadridigitatus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 58 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 24 mm; wird nach Gadow (1901) ca. 75 mm = 3 inches lang; nach Boulenger (1882) beträgt die Gesamtlänge 69 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 28 mm; also kein voll ausgewachsenes Tier; rechte Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Querschnittserie durch Unterschenkel, Längsschnittserie durch Fuß, Schnittdicke 15 μ.

Die gesamte Länge des sehr schlank geformten Femur beträgt etwa 2.75 mm (vgl. Textfig. 74). Seine beiden Epiphysen sind zum größten Teil von hyalinem, unverkalkten Knorpel aufgebaut. Nur in deren tieferen, an die Diaphyse grenzenden Teilen läßt eine dunkelblaue Färbung der Grundsubstanz das Auftreten von Ver-

kalkung erkennen. In das Zentrum dieser verkalkten Partie dringt von der Diaphyse her das Ende des die Diaphyse in ihrer ganzen Länge durchsetzenden Markraumes ein. Es ist sehr umfangreich und stark in die Breite entfaltet in der distalen Epiphyse, schmäler, aber etwas länger und weiter nach der Oberfläche zu ausgedehnt in der proximalen Epiphyse; die Enden des Markraumes sind ebenso wie dieser selbst innerhalb der Diaphyse ein einheitlicher Hohlraum, der nicht weiter durch Bälkchen von Knorpel oder Knochen in Unterabteilungen zerlegt wird. Nur die etwa quer verlaufende Grenzlinie gegen den verkalkten Epiphysenknorpel erscheint leicht wellig oder buchtig, indem vielfach kleine Gefäßschlingen aus dem Markrauminhalt gegen den Knorpel vordringen, dessen Grundsubstanz einschmelzen, Knorpelhöhlen eröffnen und sich so einen Weg in das Innere des Epiphysenknorpels bahnen. Die engste Stelle des Markraumes innerhalb der Diaphyse liegt dem proximalen Ende des Skeletteiles wesentlich näher als dem distalen. Hier beläuft sich der Markraumdurchmesser auf etwa 55 μ. An ihrer Außenfläche besitzt die Diaphyse einen Mantel von periostalem, nicht sehr ausgeprägt grobfaserigem Knochen. Dieser Mantel ist namentlich in der proximalen Hälfte des Femur ausgebildet und dehnt sich in distaler Richtung nicht mehr weit über die Mitte des Skeletteiles aus. Die größte Dicke des Periostknochens fällt etwa mit der engsten Markraumstelle zusammen. Hier hat der Periostknochen einen größten Durchmesser von ca. 40 μ. Der Markraum ist erfüllt von einem lockeren, feinfaserigen, von Blutgefäßen durchzogenen Bindegewebe, das zahlreiche rundliche, dunkle Kerne, hier und dort auch mehrkernige Riesenzellen trägt. Fettzellen fehlen gänzlich. Eine einfache Reihe in wechselnden Abständen gelegener ovaler, länglicher Kerne zieht sich an der Innenfläche einer Schicht von feinfaserigem, lamellösem Markknochen entlang, welche den größten Teil des Markraumes auskleidet. Der feinfaserige Knochenbelag fehlt auf eine

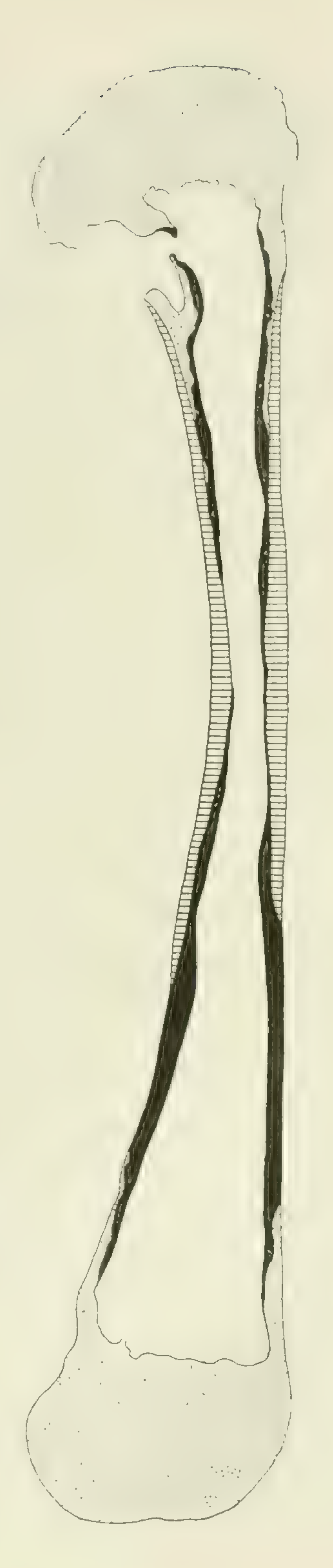


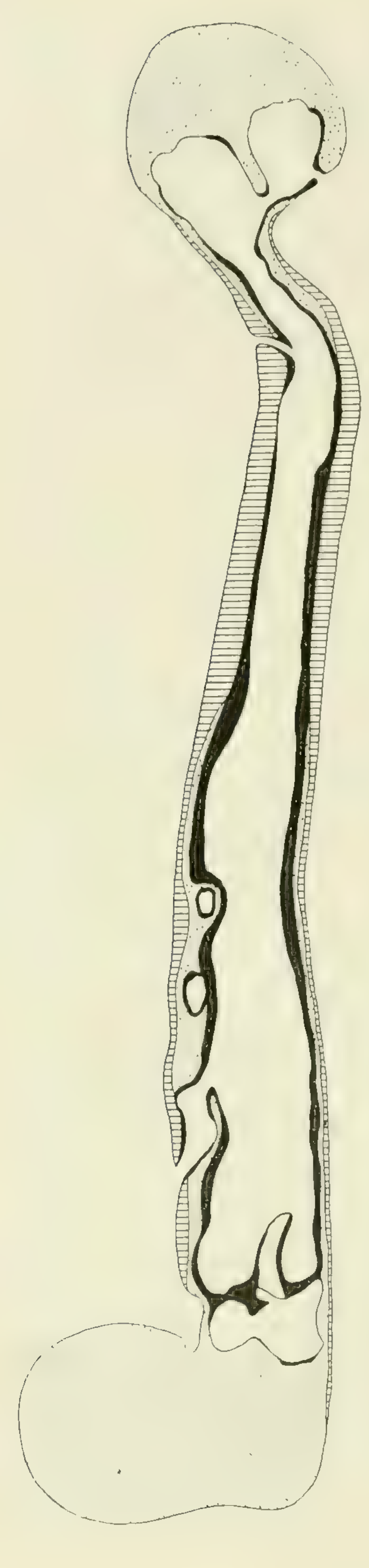
Fig. 74. Manculus quadridigitatus, Femur. Längsschnitt, Schema, aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 74 : 1.

kurze Strecke in der Gegend der engsten Markraumstelle und ist in den angrenzenden Teilen der Diaphyse proximal- und distalwärts nur ganz gering ausgebildet. Weiterhin nimmt seine Dicke gegen die Diaphysenenden hin immer mehr zu, namentlich distalwärts. In der distalen Hälfte des Femur steigt die Dicke des Markknochens bis auf etwa 30 μ. Hier bildet scheinbar auf eine längere Strecke der Markknochen allein die Wand der Diaphyse. Wie bereits oben erwähnt, fehlt hier der Periostknochen gänzlich. Ob der Markknochen direkt an das Periost angrenzt oder hier noch in minimaler Dicke ein äußerer Ueberzug von sklerosiertem Knorpel besteht, dessen Grundsubstanz sich ebenso rötlich färbt wie die des feinfaserigen Markknochens, ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen. Wahrscheinlicher ist allerdings das letztere. Mit dem Markraum dehnt sich der Markknochen auch in die proximale Epiphyse hinein aus. Seine Dicke nimmt etwas ab, und in den äußersten proximalen Enden des Markraumes fehlt der feinfaserige Knochenbelag gänzlich. Distal bestehen insofern eigentümliche Verhältnisse, als wegen des Fehlens einer periostalen Knochenumhüllung sich nicht recht konstatieren läßt, an welcher Stelle des allmählich gegen das distale Gelenkende anschwellenden Skeletteiles die Grenze zwischen Diaphyse und Epiphyse zu suchen ist. Auch hier vermindert sich die Dicke des Markknochens gegen das Femurende hin, und das äußerste Ende des Markraumes wird ausschließlich von verkalktem Knorpel umwandet, dessen Grundsubstanz eine dunkelblaue Färbung annimmt. Proximal erkennt man deutlich Reste eines Diaphysenknorpels, d. h. ein dünnwandiges Rohr von verkalktem Knorpel, das sich aus dem Epiphysenknorpel noch eine kurze Strecke weit in den Bereich der Diaphyse zwischen die beiden Schichten des Mark- und Periostknochens einschiebt. In der distalen Hälfte des Skeletteiles läßt sich zwischen den beiden Knochenarten keine Spur von Knorpel nachweisen. Erst ziemlich nahe dem Gelenkende erkennt man auf der Außenfläche der an Dicke sich rasch verringernden Markknochenschicht eine Lage von verkalktem, stellenweise auch sklerosiertem Knorpel. Diese setzt sich in den Epiphysenknorpel fort, der nur in der näheren Umgebung des Markraumes Anzeichen von Verkalkung aufweist. Eine Knorpelproliferationszone war bei der Kleinheit der Verhältnisse und der starken Ausdehnung des Markraumes epiphysenwärts nicht zu erkennen. Die Markraumlichtung steht anscheinend nur in der Gegend der proximalen Diaphysen-Epiphysengrenze durch Gefäßkanäle mit der äußeren Umgebung in Zusammenhang. Sie sind sämtlich kurz und nicht weit. Drei Kanäle gehören dem Bereich der Diaphyse an, insofern sie in das Gebiet des periostalen Knochengewebes entfallen, resp. den periostalen Knochenmantel durchsetzen. Ein Kanal muß ausschließlich der Epiphyse zugerechnet werden, da er radiär von außen nur durch den Knorpel in den Epiphysenmarkraum eindringt. Auch die Diaphysengefäßkanäle haben einen radiären Verlauf oder sind wenig schräg nach der Diaphysenmitte zu orientiert. Das Periost wird überall durch eine dünne Lage von feinfaserigem Bindegewebe dargestellt, das sehr reich an länglichen ovalen Kernen ist. Proximal ist eine typische Ossifikationsgrube nicht sehr ausgeprägt vorhanden. Es gehen hier die Fasern des Periostes in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze aus dem Epiphysenknorpel hervor und bedecken von außen den ganz verdünnten Rand des

periostalen Knochenrohres. Distal ist nur in einem modifizierten Sinne von einer Ossifikationsgrube die Rede. Die Verkalkung des Epiphysenknorpels bleibt, wie gesagt, auf die nächste Umgebung der Markraumwandungen beschränkt und umgibt diese in einer Dicke von etwa 30—40 μ. Sie grenzt sich mit einer quer verlaufenden, ziemlich geraden Linie gegen den unverkalkten Epiphysenknorpel ab. Etwa entsprechend den Randzonen dieser Grenze zwischen verkalktem und unverkalktem Knorpel gehen zarte Bindegewebsfasern in dünner Schicht aus der Knorpelgrundsubstanz hervor und überlagern als kernreiches Perichondrium zunächst den verkalkten resp. sklerosierten Knorpel, weiterhin fortgesetzt als Periost scheinbar den feinfaserigen Mark- und endlich den grobfaserigen Periostknochen. Diese Andeutung einer Ossifikationsgrube ist unter den hier vorliegenden eigenartigen Verhältnissen wohl der zuverlässigste Hinweis auf die Grenze zwischen Diaphyse und Epiphyse. Wir kommen dadurch zu der Auffassung, daß nur die proximale Femurepiphyse von Manculus einen Markraum enthält, während die distale völlig oder nahezu massiv aus Knorpel besteht.

Die beiden Skelettstücke des Unterschenkels, Tibia und Fibula, sind nicht genau quer geschnitten. Ihre Epiphysen werden durchweg aus unverkalktem, hyalinen Knorpel aufgebaut. Die Diaphyse, die namentlich an der Fibula sehr schlank ist, wird von einem einheitlichen Hohlraum durchsetzt, der mit einer wenig gebuchteten Grenzlinie in der Nähe der Epiphysengrenze endigt. Die Wand ist sehr dünn. Sie hat in den mittleren Abschnitten der Fibula-Diaphyse eine größte Dicke von nur 10—15 μ. In den Grundzügen stimmt der Bau der Unterschenkelknochen mit dem des Femur überein, nur ist der Markknochen ganz gering ausgebildet und namentlich in der Fibula nicht mit Sicherheit nachweisbar. Die dünne Diaphysenwand besteht also hauptsächlich aus nicht deutlich grobfaserigem Periostknochen. Dieser bildet an der Tibia eine langgestreckte, ziemlich stark vorspringende Leiste. Die Tibia besitzt drei kurze, radiär verlaufende Gefäßkanäle, die etwa der Mitte des Skeletteiles zukommen oder ganz wenig proximalwärts davon liegen. An der Fibula findet sich nur ein einziger Gefäßkanal, der etwa in der Mitte des Skelettstückes oder ganz wenig proximal davon die sehr dünne Knochenwand der Diaphyse in radiärer Richtung durchsetzt.

Die Tarsalia sind sämtlich massive Stücke von unverkalktem Hyalinknorpel. Von den vier vorhandenen Metatarsalia stimmen II und III in ihrem Aufbau mit den Skeletteilen des Unterschenkels wesentlich überein. Die schlank geformten Knochen besitzen massive, hyalinknorpelige Epiphysen und eine, von einem einheitlichen Markraum durchzogene, sehr dünnwandige Diaphyse. Spuren von Markknochen waren nur im Metatarsale III deutlich zu erkennen. Hier fand sich ein einziger Gefäßkanal etwa in der Mitte des Skelettstückes. In den vorhandenen Schnitten durch das Metatarsale II war kein Gefäßkanal zu erkennen. Der Markrauminhalt ist überall derselbe wie im Femur und enthält nirgends Fettzellen. Aehnlich verhält sich auch die Grundphalanx III. Alle übrigen Bestandteile des Fußskelettes, nämlich Metatarsale I und IV, Grundphalanx II, Mittelphalanx III, Grund- und Mittelphalanx IV, besitzen keinen Markraum und zeigen einfachste Verhältnisse. Sie bestehen aus einem im mittleren Abschnitt schlanken, nach den Enden zu angeschwollenen



Knorpelstab, der bis auf die beiden Endstücke von einer mehr oder weniger ansehnlichen Schicht periostalen Knochens umhüllt wird. Die Endphalangen scheinen ganz aus Hyalinknorpel zu bestehen, der zum großen Teil verkalkt ist. Eine der Knorpelgrundlage aufgelagerte Kappe von Periostknochen läßt sich hier nicht mit Sicherheit nachweisen. Markraum und Gefäßkanäle fehlen gänzlich.

3. Plethodon glutinosus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 148 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 73 mm; anscheinend ungewöhnlich großes Tier, da Gadow (1901) die Größe auf etwa 5 inches = 125 mm angibt, während nach Boulenger (1882) die Gesamtlänge beim ♂ 129 mm, beim ♀ 138 mm und die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 65 resp. 73 mm beträgt; linke Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Querschnittserie durch Vorderarm, Längsschnittserie durch Hand, Schnittdicke 20—25 μ.

Der 7 mm lange, im ganzen schlanke, distalwärts sich verdickende Humerus (vgl. Textfig. 75) besitzt einen sehr leichten, lockeren Aufbau. Dies beruht darauf, daß ein weiter Markraum den Skeletteil in seiner Achse durchzieht und nur eine verhältnismäßig dünne Knochenschicht dessen Abschluß nach außen bildet. Der Markraum dringt auch in die proximale Epiphyse ein, nicht aber in die distale. Letztere besteht durchweg aus hyalinem, nicht verkalktem Knorpel. Gegen die Gelenkfläche zu ist die Grundsubstanz in einem schmalen, nicht scharf abgegrenzten Streifen etwas dunkler und rötlich gefärbt. Hier liegen auch in größerer Zahl kleine Knorpelzellen ziemlich nahe nebeneinander. Dasselbe ist der Fall in der Gegend der Epiphysen-Diaphysengrenze, namentlich in dem Rand-

Fig. 75. Plethodon glutinosus, Humerus. Längsschnitt, Schema, aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 30,7 : 1.

gebiet. Hier scheint eine Zone lebhafterer Knorpelneubildung zu bestehen. Im Anschluß an das distale Ende des Knochenrohres der Diaphyse besteht eine Art von Ossifikationsgrube, insofern als hier Periostfasern direkt aus der Knorpelgrundsubstanz hervorzugehen scheinen. Das Periost bildet hier eine relativ ansehnliche Schicht von dicht nebeneinander parallel verlaufenden, ziemlich zarten Bindegewebsfasern, zwischen denen längliche, ovale Kerne in Längsreihen liegen, ähnlich wie in Sehnen, aber ohne Uebereinstimmung mit Knorpelelementen deutlich zu zeigen. Die proximale Epiphyse ist in ihrem Zentrum verkalkt, wie die dunkelblaue Färbung der Grundsubstanz erkennen läßt. In diesen verkalkten Kern dringt von der Diaphyse her der axiale Markraum ein und zerfällt hier in zahlreiche kleine Seitenzweige von geringer Länge und Durchmesser. Eine Proliferationszone des Knorpels ist hier an der Epiphysen-Diaphysengrenze nicht zu erkennen, wohl aber besteht eine Ossifikationsgrube in demselben Sinne wie distal.

Von beiden Epiphysen her setzt sich der Knorpel in die Diaphyse hinein fort. Er ist verkalkt, wie die dunkelblaue Färbung anzeigt, und besitzt die Form eines abgestumpften Hohlkegels, dessen dünne Wand gegen die Diaphysenmitte immer dünner wird. Sehr auffällig ist der Unterschied dieses Knorpelkegels in der proximalen und distalen Diaphysenhälfte. Der proximale knorpelige Hohlkegel ist nur sehr kurz, der distale dagegen sehr lang, so daß er deutlich die Mitte des Skeletteiles in proximaler Richtung überschreitet. Nach außen von den dünnen Knorpelschichten liegt die periostale Knochenumhüllung der Diaphyse, nach innen die Knochenauskleidung des Markraumes. Nur auf eine verhältnismäßig kurze Strecke fehlt in der Wand der Diaphyse der Knorpel gänzlich, und die beiden Knochenarten treten direkt miteinander in Berührung. Diese Strecke liegt innerhalb der proximalen Hälfte des Skeletteiles, in geringer Entfernung von dem proximalen Ende der Diaphyse. Innerhalb dieser Strecke hat auch der Periostknochen seine größte Dicke mit einem Durchmesser von etwa 100—110 μ. Von da nimmt die Dicke des Periostknochens ziemlich rasch ab und erscheint in der ganzen distalen Hälfte des Humerus sehr gering. Die grobfaserige Beschaffenheit der periostalen Knochenschale ist stellenweise auch auf den Längsschnitten deutlich, namentlich dort, wo Fasern schräg in den Knochen einstrahlen. Die Dicke der Fasern scheint nirgends sehr beträchtlich zu sein. An verschiedenen Stellen erkennt man in wechselnder Deutlichkeit eine Längsstreifung des Periostknochens durch dunkle, nicht scharf gezogene Linien, die meist in größeren Abständen voneinander stehen. Die Zellen sind groß, oval, stellenweise mit sehr weit ausgedehnten Ausläufern versehen. Die Längsachse der Zellen entspricht offenbar zumeist der Längsachse des Skeletteiles.

Als eine fast kontinuierliche Auskleidung des axialen Markraumes stellt sich der feinfaserige Markknochen dar. Er dehnt sich in ziemlich gleichmäßiger Ausbildung durch die ganze Diaphyse hin aus und erscheint gegenüber dem Periostknochen recht beträchtlich, namentlich in der distalen Hälfte des Skeletteiles, innerhalb welcher der Periostknochen im ganzen eine geringere Dicke besitzt als der feinfaserige Markknochen. In geringem Umfang erstreckt sich dieser auch auf die Wandungen der kleineren Hohlräume im Innern der proximalen Epiphyse, soweit nicht hier der Inhalt des

Markraumes bestrebt ist, weiter in den Knorpel hinein einzudringen und die Knorpelgrundsubstanz einzuschmelzen. Der Markknochen unterscheidet sich meist scharf von dem Periostknochen durch seine anscheinend homogene, feinfaserige Struktur und seine nicht überall sehr ausgeprägte Zusammensetzung aus dünnen Lamellen, deren dunklere Grenzlinien sehr dicht nebeneinander liegen. Seine Zellen sind nicht immer sehr charakteristisch, im ganzen wohl kleiner, stärker abgeplattet parallel zur Oberfläche und mit viel unansehnlicheren Ausläufern versehen als die des Periostknochens. Dort, wo beide Knochenarten nur in ganz dünner Schicht vorliegen, kann ihre Unterscheidung unmöglich werden. Namentlich aber ist es oft schwer, den feinfaserigen Knochen mit Sicherheit abzugrenzen gegen den Knorpel, dessen Grundsubstanz eine rötliche Farbe annimmt und öfters nicht homogen, sondern undeutlich faserig oder auch feinkörnig aussieht. Wir bezeichneten diesen Knorpel als sklerosiert. Hier sieht man wohl öfters Bilder, die an eine metaplastische Entstehung des enchondralen Knochens denken lassen. Aber es finden sich immer noch Stellen, an denen zwischen feinfaserigem Knochen und sklerosiertem Knorpel eine deutliche Grenze existiert (vgl. Taf. 3, Fig. 16). Die Dicke des Markknochens ist relativ gering in dem proximal von der Mitte des Skeletteiles gelegenen Diaphysenabschnitt, in welchem Periostknochen und Markknochen direkt aneinander grenzen. Hier hat der Markknochen eine mittlere Dicke von ca. 35 μ. In proximaler Richtung nimmt die Markknochendicke allmählich ab, distalwärts dagegen zu und wächst hier stellenweise an bis auf einen Betrag von ca. 60 μ. Es scheint, daß stellenweise in der Gegend der proximalen Diaphysen-Epiphysengrenze feinfaserige Knochensubstanz als Ersatz von Epiphysenknorpel bis an die Oberfläche des Skeletteiles treten kann. Doch ist gerade hier die Unterscheidung von sklerosiertem Knorpel und auch grobfaserigem Knochen ganz besonders schwierig. Wir neigen der Ansicht zu, daß bei der Bildung des feinfaserigen Knochens sehr langgestreckte, spindelförmige Zellen wesentlich beteiligt sind, die man vielfach an der Innenfläche des Markknochens dicht anliegend findet, soweit nicht das Bild verschleiert wird durch den übrigen Inhalt der Markräume. Diesen bildet ein von zahlreichen Blutgefäßen durchzogenes sehr zartes Bindegewebsgerüst, welches dicht besetzt ist von einer großen Menge eng nebeneinander liegender Rundzellen mit einem kleinen, nur wenig sichtbaren Zelleib und einem ziemlich großen, sehr dunklen, runden Kern. Fettzellen fehlen gänzlich, Riesenzellen wurden nur ganz vereinzelt beobachtet.

Die Weite des Markraumes beträgt in der Gegend der größten Periostknochendicke, also in dem Gebiet, in welchem der Diaphysenknorpel gänzlich fehlt, etwa 180 μ an seiner engsten Stelle; von hier nimmt der Durchmesser in distaler Richtung fortwährend zu, proximalwärts aber erst etwas zu und dann im Collum humeri recht beträchtlich ab. Die Endausläufer innerhalb der proximalen Epiphyse nehmen dann wieder einen breiteren Raum ein.

Durch recht zahlreiche Gefäßkanäle steht der axiale Markraum mit der Umgebung in Verbindung. Diese Gefäßkanäle haben meist einen ziemlich ansehnlichen Durchmesser. Ihre Mündungen verteilen sich fast über die ganze Oberfläche des Skeletteiles, liegen aber namentlich in der Gegend der beiden Diaphysenenden, während ein mittlerer Diaphysenabschnitt frei bleibt. Drei Gefäßkanäle gehören

ausschließlich der proximalen Epiphyse an und münden an deren Oberfläche, ohne die periostale Knochenschale der Diaphyse zu durchbohren. Die Länge der Gefäßkanäle ist nirgends beträchtlich, da sie meist nur in wenig schräger Richtung von außen nach innen eindringen. Die längsten und am meisten schräg verlaufenden Kanäle beobachteten wir in der Nähe des distalen Diaphysenendes. Hier kommt es auch vor, daß durch Anastomosenbildung zwischen zwei benachbarten Kanälen kompliziertere Bildungen entstehen. Im allgemeinen laufen die Kanäle schräg von den Diaphysenenden nach der Diaphysenmitte zu. Es kommt aber auch öfters die umgekehrte Verlaufsrichtung vor. Bereits innerhalb der periostalen Knochensubstanz tritt an der Wand der Gefäßkanäle eine an Dicke allmählich zunehmende Schicht von feinfaserigem Knochen auf, die sich in die Auskleidung des großen Markraumes fortsetzt.

Das Periost ist, wie oben bereits erwähnt wurde, an den Diaphysenenden in der Gegend der Ossifikationsgrube nicht ganz unbedeutend, in der Umgebung des mittleren Diaphysenabschnittes aber nur durch eine ganz dünne, gegen die Umgebung nicht selbständige Lage von zartem Bindegewebe mit ziemlich zahlreichen langen, schmalen Kernen dargestellt.

Auch die beiden Unterarmknochen Radius und Ulna umschließen in ihrer Achse einen großen Markraum, der nach beiden Enden zu in kleine Seitenzweige ausläuft. Diese überschreiten die Epiphysen-Diaphysengrenze nicht, dringen demnach nicht bis in den unverkalkten hyalinen Knorpel der Epiphysen vor. Der Durchmesser des Markraumes ist in den mittleren Teilen der Diaphyse nicht sehr ansehnlich, namentlich im Vergleich zur Dicke seiner Wand, so daß Radius und Ulna wenigstens auf den Querschnitten einen etwas festeren, solideren Aufbau zu besitzen scheinen als der Humerus. Die Wand des Markraumes bildet eine in den mittleren Teilen der Diaphyse ziemlich dicke, nach den Enden zu sich stark verdünnende Schicht von grobfaserigem Periostknochen und ferner eine Auskleidung von feinfaserigem Markknochen. Zwischen beiden findet sich nur an den Diaphysenenden eine dünne Lage von verkalktem Knorpel, der mit dem Epiphysenknorpel kontinuierlich zusammenhängt und in der Gegend der Epiphysen-Diaphysengrenze die Hauptmasse des Skeletteiles bildet, da hier die Enden des Markraumes auslaufen und die beiden Knochenarten verschwinden. Der feinfaserige Knochen ist nicht so stark ausgebildet wie am Humerus und tritt namentlich auch in den mittleren Gegenden der Diaphyse sehr zurück gegenüber dem Periostknochen. Die Auskleidung des Markraumes mit feinfaserigem Knochen weist mehrfach vollständige Lücken auf. Die Gefäßkanäle verlaufen in beiden Skeletteilen annähernd quer, sind daher kurz und außerdem mäßig weit. Ihre Zahl ist keine beträchtliche und ihre Verteilung wechselnd. Im Radius fanden sich einige Gefäßkanalmündungen nur in der Gegend der Diaphysenmitte. An der Ulna verteilen sich Gefäßkanalmündungen wohl über den größten Teil der proximalen Diaphysenhälfte bis nahe an deren proximales Ende heran. Nahe dem letzteren beobachteten wir an der Oberfläche des Periostknochens mehrere kleine Grübchen, die wahrscheinlich Anfänge von noch in der Bildung begriffenen Gefäßkanälen darstellen. Eine genaue Fixierung der Lage der Gefäßkanäle und ebenso der engsten Stelle des Markraumes, sowie der größten Dicke des Periostknochens

in bezug auf die Länge des ganzen Skeletteiles resp. der Diaphyse ist nicht durchführbar, weil die Serie nicht vollständig in exakten Querschnitten zu Ende geführt ist. Das Knochenmark stellt wie im Humerus eine dichte Anhäufung von Rundzellen dar, in der Fettzellen fehlen. Eine Knorpelproliferationszone an der Epiphysen-Diaphysengrenze ist jedenfalls wegen der Schnittrichtung nicht zu erkennen. Periost und Ossifikationsgrube verhalten sich ebenso wie am Oberarmknochen [1]).

Die Carpalia bestehen sämtlich aus unverkalktem, hyalinem Knorpel. Die Metacarpalia und die Mehrzahl der Phalangen besitzen im wesentlichen denselben Bau wie die Unterarmknochen. Der große, einheitliche axiale Markraum überschreitet nicht den Bereich der Diaphyse. Seinen Inhalt bildet rundzellenreiches Knochenmarkgewebe, seine Wand eine dünne Schicht von Periostknochen, deren Innenfläche eine meist sehr unbedeutende, oft kaum sichtbare Lage von feinfaserigem Knochen überkleidet. Knorpel scheint innerhalb der Diaphyse gar nicht vorzukommen. Der Epiphysenknorpel ist unverkalkt. In der Regel stellt nur ein kurzer Gefäßkanal, der in der Gegend der Diaphysenmitte quer den Knochenmantel durchsetzt, die Verbindung des Markraumes mit der äußeren Umgebung her. Hier und dort kommen faserknorpelige Zusammenhänge zwischen den Skeletteilen der Hand vor. Markräume fehlen offenbar gänzlich in manchen, wenn nicht allen Endphalangen. Diese bestehen nur aus einer Grundlage von sehr großblasigem Knorpel mit wenig verkalkter Grundsubstanz und einer dünnen Schale von Periostknochen.

4. Batrachoseps attenuatus.

Material: zwei Exemplare: I Gesamtlänge 102 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 46 mm; rechte Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm und Unterarm, Längsschnittserie durch Hand, Schnittdicke 20 μ. II Gesamtlänge 75 mm, Schnauzenspitze—Kloake 39 mm; rechte Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Schnittdicke 20 μ. — Exemplar I ist offenbar ein ausgewachsenes Tier, da von Leunis die Gesamtlänge auf 95—105 mm angegeben wird. Nach Boulenger (1882) beträgt die Gesamtlänge 108 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 41 mm.

Der ca. 3,5 mm lange Humerus des ausgewachsenen ersten Tieres ist ausgezeichnet durch verhältnismäßig sehr starke Fortsatzbildungen. Diese sowie die geringen Dimensionen des ganzen Skelettstückes und seiner einzelnen Teile bewirken, daß die Querschnittserie nicht leicht zu übersehen, ein klarer Ueberblick über den Aufbau dieses Skeletteiles nicht rasch zu gewinnen ist. Wir fügen deshalb der Beschreibung eine größere Anzahl schematisch gehaltener Querschnitte durch die verschiedenen Regionen des Humerus bei (Textfig. 76—98). Wie gewöhnlich unterscheiden wir ein schlankes, wesentlich knöchernes Mittelstück und die beiden angeschwollenen, größtenteils knorpeligen Epiphysen. Die distale Epiphyse ist viel breiter als die proximale, letztere aber begleitet von einem mächtigen leistenförmigen Fortsatz (Textfig. 78—80), der sich auch noch in das Gebiet der Dia-

1) In der Strecksehne, die sich am Olecranon ulnae befestigt, fand sich ein kleines unverkalktes Knorpelstück, das völlig selbständig zu sein schien.

physe ausdehnt (Textfig. 81—83). Die proximale Epiphyse liegt nicht ganz vollständig vor. Sie ist etwa 400 μ, die distale etwa 500 μ lang.

Der Knorpel der Epiphysen und der damit verbundenen Fortsatzbildungen hat größtenteils hyaline Beschaffenheit und enthält zahlreiche große, runde Knorpelhöhlen, die ziemlich dicht beieinander liegen. Die Grundsubstanz färbt sich im ganzen bläulich und zeigt nur an der Oberfläche einen nicht scharf abgegrenzten bräunlichroten, hellen Streifen. Das Zentrum jeder Epiphyse nimmt ein Hohlraum ein von so beträchtlichem Umfang, daß die vom Epiphysenknorpel gelieferte Wand meist nur ganz dünn erscheint (Textfig. 76—78, 96—98). Die Form des Hohlraumes entspricht im ganzen der Gestalt der Epiphyse. Sie ist rundlich in der proximalen Epiphyse, mit einem größten Durchmesser von ca. 300 μ, und ausgeprägt oval in der distalen Epiphyse, mit einem größten langen Durchmesser von ca. 450 μ. Gegen die Diaphyse zu nimmt die Weite des Markraumes ziemlich rasch ab, indem einerseits der Durchmesser des ganzen Skeletteiles geringer wird, andererseits das Lumen sich verkleinert durch Auflagerung einer Schicht von feinfaseriger Knochensubstanz, deren Mächtigkeit gegen die Diaphyse zu immer beträchtlicher wird. Ist die feinfaserige Knochenschicht nicht gar zu dünn, so zeigt sie deutlich eine Zusammensetzung aus schmalen, konzentrisch geschichteten Lamellen und schließt vereinzelte rundliche oder ovale Zellen ein, deren Längsachse öfters der Oberfläche der Knochenschicht parallel verläuft. Der an den feinfaserigen Knochen angrenzende Epiphysenknorpel ist sklerosiert. Die Grundsubstanz färbt sich hier rötlich, erscheint auch nicht homogen, sondern fein gekörnt oder fibrillär gebaut und bildet rundliche oder ovale Höfe um einzelne Knorpelhöhlen oder Gruppen von solchen. Diese Höfe grenzen sich scharf ab gegen den benachbarten bläulich gefärbten Knorpel, können auch untereinander zu ausgedehnten Bezirken verschmelzen, welche durch deutliche buchtige Grenzlinien oder feine Spalträume von dem benachbarten Epiphysenknorpel getrennt sind. Vielfach sind auch in den sklerosierten Knorpelabschnitten die Zellhöhlen verkleinert, so daß die Kerne nur von einem schmalen hellen Spalt umgeben sind. Hier und da erkennt man zwischen feinfaserigem Knochen und sklerosiertem Knorpel eine scharfe Grenzlinie. Häufig aber lassen sich beide nicht deutlich gegeneinander abgrenzen oder auch gar nicht mit Sicherheit voneinander unterscheiden. Solche Bilder könnten die Vorstellung einer Knochenbildung durch Metaplasie des Knorpels erwecken. Der Farbton des sklerosierten Knorpels ist meist heller rötlich als der des leicht bläulichen Knochens; seine äußere Grenzlinie gegen den unveränderten Epiphysenknorpel verläuft, wie bereits erwähnt, unregelmäßig wellig, während die Konturen der feinfaserigen Knochenschicht mehr gleichmäßig und glatt erscheinen. Eine deutliche lamelläre Schichtung fehlt im sklerosierten Knorpel. Das Aussehen der Zellen bietet wenig Charakteristisches. Das blinde Ende der im Zentrum der Epiphysen bestehenden Hohlräume wird ausschließlich von sklerosiertem Knorpel umwandet und entbehrt der feinfaserigen Knochenauskleidung. Eine Knorpelverkalkung war neben der Knorpelsklerose nicht mit Sicherheit nachweisbar, kann aber wegen der geringen Dimensionen des Knorpels und nicht recht scharfer Färbung nicht ausgeschlossen werden. Knorpelfaserungen fehlen vollkommen.

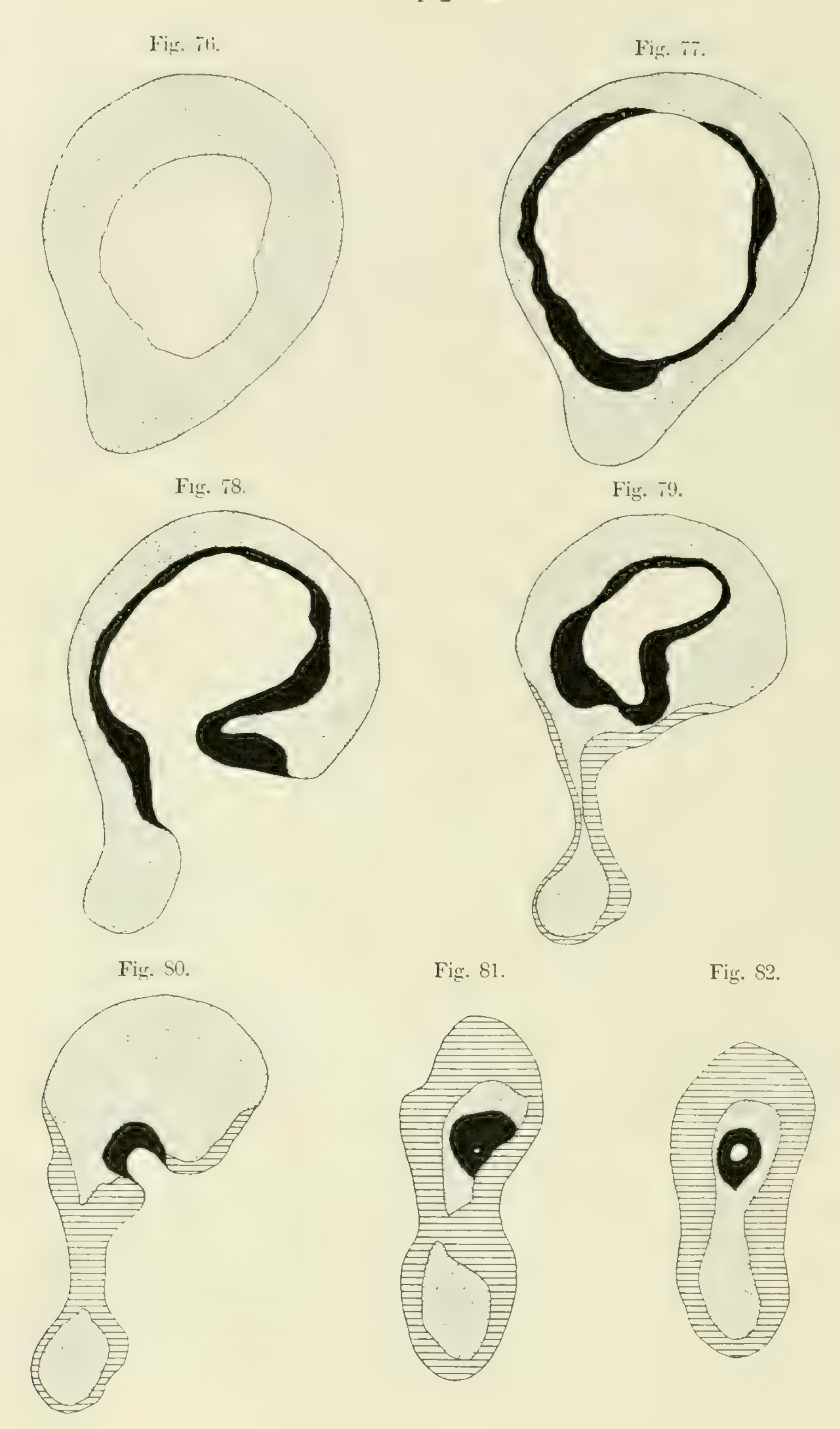
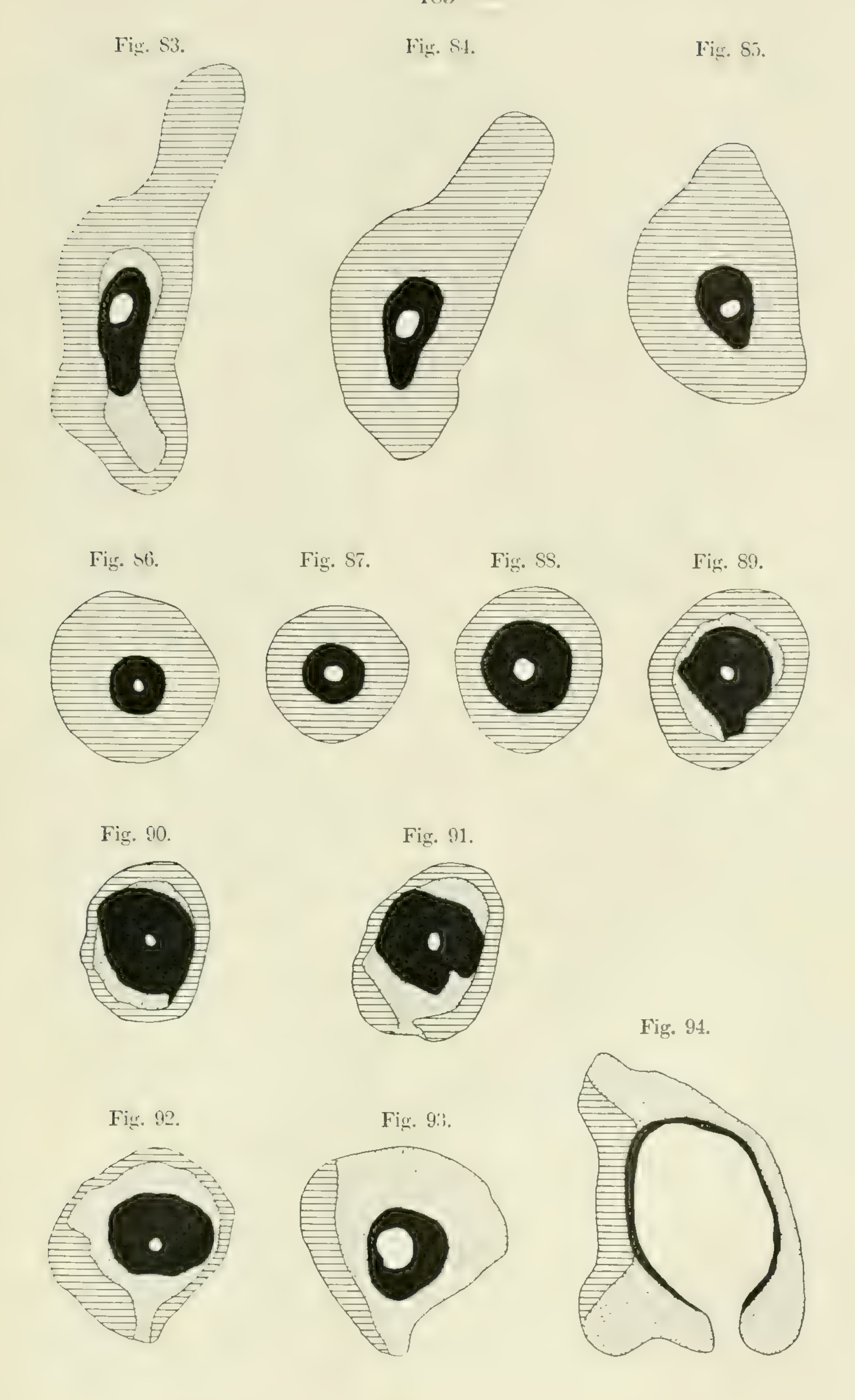


Fig. 76.
Fig. 77.
Fig. 78.
Fig. 79.
Fig. 80.
Fig. 81.
Fig. 82.


Fig. 83.
Fig. 84.
Fig. 85.
Fig. 86.
Fig. 87.
Fig. 88.
Fig. 89.
Fig. 90.
Fig. 91.
Fig. 92.
Fig. 93.
Fig. 94.

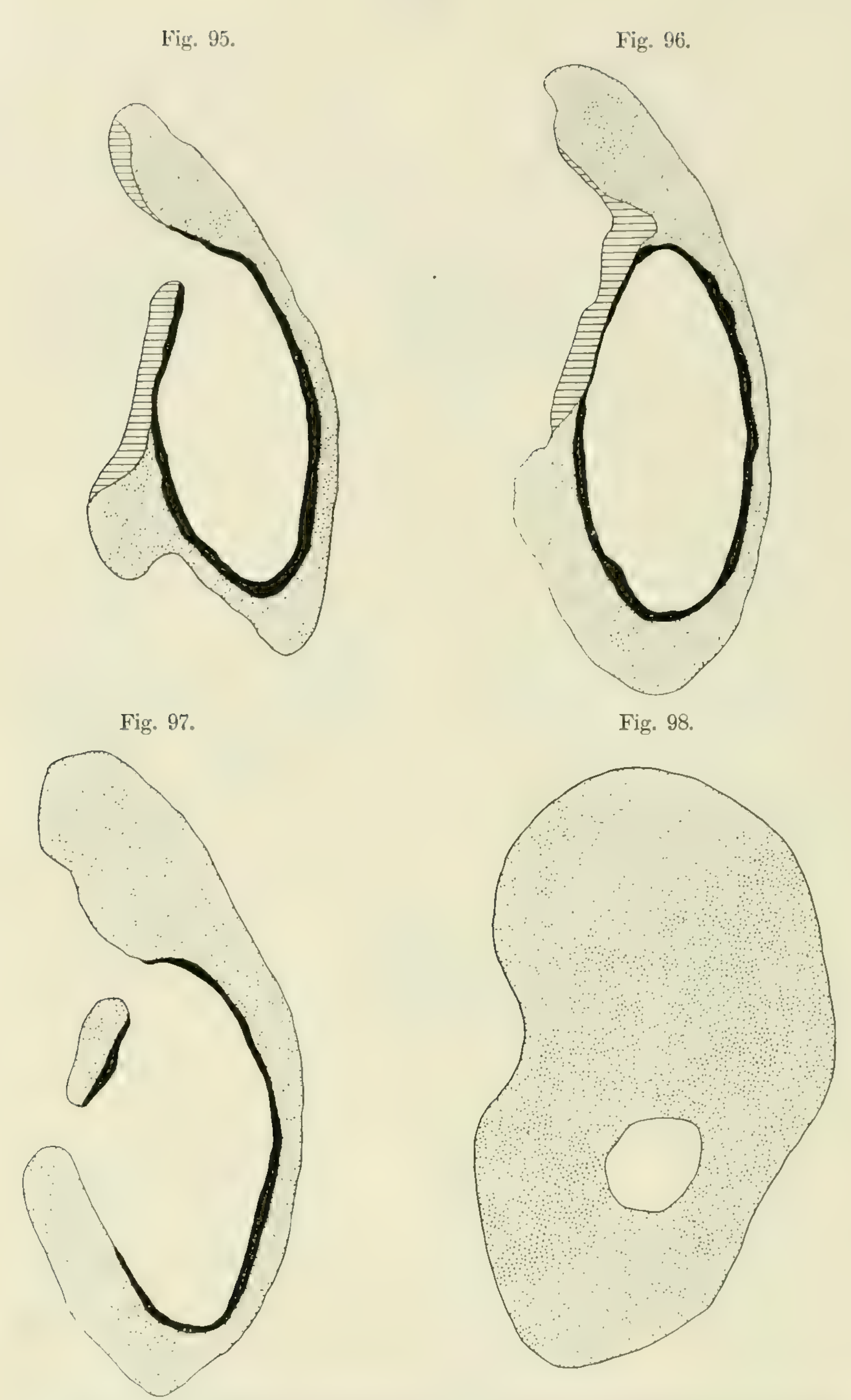


Fig. 76—98. Batrachoseps attenuatus I. Humerus. Querschnitte aus einer Serie, Schemata. Vergr. 115 : 1.

Auch die Diaphyse ist an ihrem proximalen Ende mit einem starken leistenartigen Fortsatz versehen. Die Form ihres Querschnittes wechselt sehr in den verschiedenen Abschnitten, wie die beigefügten Abbildungen erkennen lassen. In den mittleren Teilen der Diaphyse ist die Querschnittsform rundlich. Ihr Durchmesser nimmt nicht gleichmäßig ab und dann wieder zu, sondern wechselt, wie ein Vergleich der Textfig. 86 bis 92 lehrt. An der dünnsten Stelle der Diaphyse beträgt der Gesamtdurchmesser 180 μ. Diese Stelle liegt etwas proximal von der Diaphysenmitte. Die Diaphyse besteht aus einem periostalen Knochenmantel, der einen längs verlaufenden Markraum umschließt. Letzterer ist von feinfaserigem Knochen ausgekleidet, und zwischen diesem und dem Periostknochen findet sich in der Nähe der Diaphysenenden noch eine Lage von größtenteils sklerosiertem Knorpel, der sich von der Epiphyse her nach der Achse der Diaphyse zu fortsetzt. Diese Reste eines knorpeligen Achsenstabes sind in der distalen Hälfte des Skeletteiles auf eine viel längere Strecke erhalten als in der proximalen. Aber in einem nicht unbeträchtlichen Teil der Diaphysenlänge grenzen feinfaserige Knochenauskleidung des Markraumes und periostaler Knochenmantel direkt aneinander. Die Substanz des letzteren muß ihrem feineren Bau nach dem grobfaserigen Knochen zugerechnet werden, obgleich ihre grobfaserige Beschaffenheit nur an wenigen Stellen, anscheinend den Ansätzen der Sehnen entsprechend, deutlich ausgeprägt ist. Auf den Querschnitten erkennt man eine konzentrische Zeichnung von dunkelblau gefärbten Linien. Diese sind aber im ganzen weniger scharf gezogen und nicht so dicht nebeneinander angeordnet wie im feinfaserigen Knochen. Die bei der Kleinheit des Objektes nur spärlichen Knochenzellen von unregelmäßiger Gestalt zeigen in den beiden Knochenarten keine charakteristischen Unterschiede. Im allgemeinen nimmt der grobfaserige Knochen einen mehr dunkeln, bläulichen, der feinfaserige einen hellen, rötlichen Farbton an, der aber noch immer mehr ins Blaue spielt als der Farbton des sklerosierten Knorpels. Aber trotz der genannten Merkmale ist es am vorliegenden Präparat doch hier und da sehr schwer oder unmöglich, die drei Gewebsarten des sklerosierten Knorpels und des feinfaserigen und grobfaserigen Knochens in dünneren Schichten voneinander zu unterscheiden. Namentlich ist dies auch dort der Fall, wo feinfaseriger und grobfaseriger Knochen in den mittleren Teilen der Diaphyse unmittelbar aneinander grenzen. Hier erlaubt nun der Verfolg der Serie und gelegentlich auftretende künstliche Spalträume eine scharfe Abgrenzung. Eine weitere Erschwerung der Unterscheidung bringen Resorptionslinien, die in der distalen Diaphysenhälfte sowohl im feinfaserigen wie im grobfaserigen Knochen vorzukommen scheinen und auf einen wiederholten Abbau und Anbau von Knochensubstanz hindeuten. Die Dicke des grobfaserigen Periostknochens ist am mächtigsten innerhalb der proximalen Hälfte der Diaphyse. Das größte mittlere Dickenmaß beträgt ca. 70 μ an einer Stelle, die etwa an der Grenze zwischen proximalem und mittlerem Drittel des Skeletteiles liegt (vgl. Textfig. 86). An der Oberfläche der distalen Hälfte des Humerus fehlt stellenweise der periostale Knochenbelag, so daß hier der Knorpelkern freiliegt (Textfig. 91, 92).

Der Markraum wird repräsentiert durch einen vollkommen einheitlichen Hohlraum, der den Skeletteil fast seiner ganzen Länge

nach durchzieht und durch mehrere kurze Verbindungskanälchen mit der Oberfläche in Zusammenhang steht. Die Form und Größe des axialen Kanals unterliegt sehr beträchtlichen Schwankungen, wie ein Blick auf die beigefügten schematischen Abbildungen zeigt. Das Lumen ist sehr ansehnlich in den Epiphysen, ziemlich gering in der Diaphyse, am geringsten in der Gegend der proximalen Diaphysen-Epiphysengrenze (Textfig. 81), und nimmt von da im weiteren Verlauf durch die Diaphyse wiederholt zu und ab. Der Durchmesser schwankt hier zwischen 10 und 25 μ. In den weiteren Abschnitten des Achsenkanals wird der Hohlraum ausgefüllt durch Blutgefäßschlingen, begleitet von einem feinfaserigen lockeren Bindegewebsgerüst als Träger von nicht sehr zahlreichen großen, blasigen Fettzellen, spärlichen, leukocytenartigen Markzellen und vereinzelten großen Zellen, deren Leib dicht angefüllt ist mit einem körnigen, gelblichen Pigment. Ein näheres Eingehen auf die Histologie des Knochenmarkgewebes ist hier nicht beabsichtigt. In den engeren Teilen des Achsenkanals im Bereich der Diaphyse erkennen wir im Lumen nur noch mehrere Zellen, und in den engsten Abschnitten reicht der Raum, wie die Textfig. 99 zeigt, auch für eine einzige Zelle nicht mehr vollständig aus, so daß der langgestreckte Kern nur zum Teil innerhalb des Gefäßkanals, zum anderen Teil innerhalb der angrenzenden Knochensubstanz liegt. Die Wand des axialen Kanals und seiner Verbindungskanäle mit der Oberfläche wird von einer wechselnd dicken Schicht feinfaserigen Markknochens ausgekleidet, von dessen histologischer Beschaffenheit und hier oft schwierigen Abgrenzung gegen grobfaserigen Knochen und sklerosierten Knorpel bereits oben die Rede war. Diese Knochenauskleidung fehlt nur in den unter der Oberfläche der Gelenkknorpel gelegenen äußersten Enden des Achsenkanals der Epiphysen. Die Dicke der Knochenschicht ist im allgemeinen in den Epiphysen geringer als in der Diaphyse, am beträchtlichsten in der distalen Hälfte der Diaphyse. Im Vergleich zu der Größe des Skeletteiles ist die feinfaserige Knochenauskleidung hier sehr stark ausgebildet. Sie erreicht stellenweise eine Dicke bis gegen 60 μ. Der inneren Oberfläche des feinfaserigen Knochens liegen in geringen Abständen einzelne ovale, langgestreckte Kerne dicht an. Der gesamte Querschnitt des Achsenteiles der Diaphyse, nämlich des Hohlraumes des Achsenkanals und seiner feinfaserigen Knochenwand, hat seinen geringsten Umfang an einer Stelle, die deutlich proximal von der Mitte der Diaphysenlänge liegt. Der Durchmesser des Achsenteiles beträgt hier ca. 70 μ. Davon entfallen 10 μ auf die Markraumlichtung, der Rest auf die Markknochenauskleidung. Die Gefäßkanalmündungen verteilen sich auf die beiden Enden des Skeletteiles, und zwar derart, daß auf das proximale Ende zwei, auf das distale deren vier entfallen. Besonders bemerkenswert ist, daß proximal eine, distal zwei Gefäßkanalmündungen ganz im Bereich der Epi-

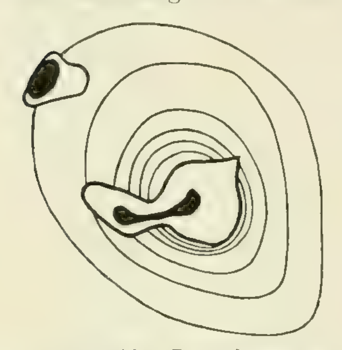


Fig. 99. Batrachoseps attenuatus I, Humerus. Querschnitt aus der Gegend der engsten Stelle des Markraumes, in der kaum eine Zelle Platz findet, Schichtung des Markknochens, Schema. Vergr. 640 : 1.

physe liegen (Textfig. 78, 97), während die übrigen der Grenze zwischen Epiphyse und Diaphyse entsprechen. Sie dringen direkt transversal von außen nach innen vor. Ihr Durchmesser ist recht ansehnlich und erreicht einen Betrag bis zu 100 μ.

Das Periost ist nirgends als eine selbständige Schicht zu erkennen, sondern wird dargestellt durch spärliche zarte Bindegewebsfasern mit einzelnen ovalen Kernen.

Die Skeletteile des Vorderarmes zeigen in ihrem Aufbau große Aehnlichkeit mit dem Humerus, aber auch manche besonderen Eigentümlichkeiten. Die Diaphyse der Ulna besteht zum größten Teil aus Knochen. Knorpel findet sich als Fortsetzung des Epiphysenknorpels nur auf eine kurze Strecke an den Diaphysenenden. Die Achse der Diaphyse nimmt ein von feinfaserigem Knochen ausgekleideter, längs verlaufender Gefäßkanal ein, der nur ganz wenig an den beiden Enden in den Epiphysenknorpel sich fortsetzt. Die beiden Epiphysen bestehen also zum größten Teil aus Knorpel, und namentlich dehnt sich auch der feinfaserige Knochenbelag des Achsenkanals nur ganz wenig in dieselben aus. Die dünnste Stelle des Achsenteiles (Gefäßkanal und Knochenbelag) liegt in der proximalen Diaphysenhälfte und hat einen geringsten Durchmesser von etwa 45 μ. Gefäßkanalmündungen kommen hier den Epiphysen nicht zu, sondern beschränken sich auf die Diaphyse. Es finden sich zwei solcher Mündungen im mittleren Diaphysenabschnitt, je etwas proximal und distal von der engsten Markraumstelle, und außerdem zwei andere dicht nebeneinander liegende am distalen Diaphysenende. Von den Mündungen aus laufen die Verbindungskanäle in direkt transversalem Verlauf dem Achsenkanal zu und haben also nur eine sehr geringe Länge.

Im Radius überschreitet der axiale Gefäßkanal nur wenig den proximalen, kaum beträchtlicher den distalen Rand der Diaphyse, so daß die schmale proximale Epiphyse fast ganz aus Knorpel besteht, die breite distale aber in ihrem Zentrum in etwas größerer Ausdehnung durch einen teilweise von feinfaserigem Knochen ausgekleideten Markraum ersetzt ist. Der geringste Durchmesser des gesamten Achsenkanals inkl. Knochenauskleidung beträgt ca. 65 μ. Dieser findet sich anscheinend etwas proximal von der Diaphysenmitte. Mit der Oberfläche steht der Achsenkanal durch zwei kurze, quere Verbindungsstücke in Zusammenhang. Eines von diesen liegt nahe dem proximalen, das andere am distalen Ende der Diaphyse. Den Epiphysen kommen hier keine Kanalmündungen zu. Der Knorpel setzt sich von den Epiphysen her anscheinend etwas weiter als bei der Ulna in die Diaphyse hinein fort, von einem kontinuierlichen knorpeligen Achsenstab ist aber keine Rede.

Die Carpalia werden nur aus hyalinem Knorpelgewebe gebildet. Letzteres liefert auch die Grundlage der Metacarpalien und Phalangen in der Form eines in der Mitte eingeschnürten, an den Enden angeschwollenen Stabes. Dieser ist an seinen mittleren Teilen von einer Schicht grobfaserigen Knochengewebes umhüllt. Wir finden hier also den einfachsten Typus im Aufbau der Extremitätenknochen wiederholt. Nur das mittlere der drei Metacarpalia macht insofern eine Ausnahme, als in dessen Diaphysenmitte eine Gefäßschlinge eintritt, die den grobfaserigen Knochen durchsetzt und einen ganz kleinen Markraum im Zentrum des hier sehr großblasig aussehenden Knorpels

bildet. In der unmittelbaren Umgebung des Markraumes ist der Knorpel vermutlich sklerosiert. Feinfaseriger Knochen scheint zu fehlen.

Ein noch klareres Bild vom Aufbau des Humerus von Batrachoseps geben die Längsschnitte durch den ca. 2,75 mm langen Oberarm eines zweiten etwas jüngeren Exemplares (vgl. Textfig. 100). Wir sehen, daß die sehr schlanke, von Knochen umwandete Diaphyse einen engen, einheitlichen Markraum enthält, der gegen die Epiphysen zu weiter wird und sich in diese beide fortsetzt. Seine Ausdehnung ist aber gering innerhalb der distalen, recht beträchtlich innerhalb der proximalen Epiphyse. Diese bestehen im übrigen aus hyalinem Knorpel, der in seinen zentralen Teilen durch dunkelblaue Färbung deutlich verkalkt erscheint. Ein periostaler Knochenmantel ist an der Oberfläche der Diaphyse nur in sehr unvollkommener Weise ausgebildet. Er ist vollständig und ziemlich ansehnlich nur in der proximalen Hälfte des Skelettteiles, während er in der distalen Hälfte auf größere Strecken gänzlich fehlt, und dort, wo er vorhanden ist, nur eine mittlere Dicke von etwa 12 μ besitzt. Am dicksten ist der Periostknochen in der Gegend der Grenze zwischen proximalem und mittlerem Drittel des Humerus. Er erreicht hier einen Durchmesser bis zu etwa 40 μ. Der von starken Blutgefäßen und etwas lockerem Bindegewebe mit einzelnen Fettzellen und Markzellen erfüllte Markraum hat in den mittleren Partieen des Humerus eine ziemlich gleichmäßige Weite der Lichtung, deren Durchmesser um etwa 25—35 μ schwankt. Der ganze Markraum ist von einer feinfaserigen Markknochenschicht ausgekleidet, die namentlich in der distalen Hälfte des Humerus sehr beträchtlich ist. Sie erreicht hier eine Dicke von 40 μ und vielleicht auch mehr. Fast durch die ganze proximale Hälfte des Humerus hindurch grenzen Markknochen und Periostknochen direkt aneinander. Nur ganz am Ende der Diaphyse schiebt sich ein kleiner Keil von verkalktem resp. sklerosiertem Knorpel zwischen die beiden Knochenarten ein. Sehr viel ansehnlicher ist dieser Diaphysenknorpel innerhalb der distalen Humerushälfte. Er ist aber nicht auf dem ganzen Querschnitt gleichmäßig ausgebildet, sondern fehlt anscheinend in einem nicht geringen Umfang dort, wo der periostale Knochenmantel unterbrochen ist, so daß hier der feinfaserige Markknochen die Ober-



Fig. 100. Batrachoseps attenuatus II, Humerus, Längsschnitt. Schema aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 61,3 : 1.

fläche des Skeletteiles zu bilden scheint. Der gesamte Achsenteil des Humerus, d. h. der Markraum mit seiner feinfaserigen Knochenauskleidung, hat seinen geringsten Durchmesser im Betrage von ca. 65 μ etwa an der Grenze von proximalem und mittlerem Drittel des Skeletteiles, in derselben Gegend, in welcher der Periostknochen am dicksten ist. Die Verbindung des Markraumes mit der Umgebung vermitteln mehrere Gefäßkanäle, und zwar finden sich 1—2 am proximalen, 3—4 am distalen Diaphysenende. Die zum Teil recht weiten Gefäßkanäle verlaufen in radiärer Richtung in der unmittelbaren Nähe der Diaphysen-Epiphysengrenze. Bei dem einen proximalen Kanal gewinnt man, wie die Figur zeigt, den Eindruck, daß er wesentlich der Epiphyse angehört. Das Periost wird wie bei dem älteren Tier durch eine ganz dünne Bindegewebsschicht dargestellt. Ossifikationsgrube und Proliferationszone waren nicht nachweisbar.

5. Stereochilus (Spelerpes?) marginatus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 82 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 43 mm; rechte Vorderextremität, Querschnittserie, Schnittdicke 20 μ.

Das Tier ist offenbar voll ausgewachsen, da Boulenger (1882) seine Gesamtlänge mit 75 mm angibt.

Von den beiden Epiphysen des ca. 4,5 mm langen Humerus besteht die distale gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel. Die proximale Epiphyse aber ist nur an ihrer Oberfläche unverkalkt, in den tieferen Teilen zeigt eine dunkelblaue Färbung Verkalkung an. Der verkalkte Abschnitt ist zum Teil eingeschmolzen durch einen Ausläufer des großen Markraumes, der die ganze Diaphyse durchzieht und sich eine kurze Strecke in den basalen Teil der Epiphyse hineinerstreckt, wo er als einheitlicher Hohlraum blind endigt. Gegen die Diaphyse zu wird der Markraum allmählich enger und bietet durch den größten Teil der Diaphyse hindurch das Aussehen eines engen Kanales, der sich aber gegen das distale Ende der Diaphyse wieder ziemlich stark erweitert und dann in mehrere blind geendigte Spitzen ausläuft, die die distale Diaphysen-Epiphysengrenze nicht erreichen. Also umfaßt der distale Rand des periostalen Knochenrohres noch einen soliden, oberflächlich verkalkten Knorpelkern von allerdings nur geringem Umfang. Der Markraum bietet in seinem mittleren, engsten Abschnitt nur Raum für ein Blutgefäß, das von wenig, zartem Bindegewebe begleitet ist. In den weiteren Abschnitten ist der Markrauminhalt ein von zahlreichen kleinen Zellen mit dunklen Kernen durchsetztes Knochenmarkgewebe, das auch vereinzelte große, blasige Fettzellen enthält. Eine Abzweigung des Hauptmarkraumes erstreckt sich von dem mittleren Teil proximalwärts in eine ansehnliche Apophyse des Humerus hinein. Dieser abgezweigte Kanal steht nahe dem proximalen Diaphysenende nochmals mit dem Hauptraum in anastomotischer Verbindung. Der Markraum hat seinen geringsten Durchmesser im Betrag von 30 μ an einer entschieden proximal von der Mitte des Humerus gelegenen Stelle. Die Markraumlichtung wird größtenteils begrenzt durch eine wechselnd dicke Schicht von feinfaserigem, lamellösen Markknochen. In der Gegend des geringsten Markraumdurchmessers beträgt seine Dicke 11—12 μ, proximalwärts nimmt sie im ganzen ab, distalwärts aber stellenweise erheblich, bis auf 23 μ, zu und tritt anscheinend hier auch gelegentlich an die Oberfläche des Skeletteiles.

an solchen Stellen, an denen sich Lücken in dem periostalen Knochenmantel vorfinden, wohl stets im Zusammenhang mit Gefäßkanälen. Es ist nicht deutlich zu erkennen, ob hier nicht doch vielleicht eine Lage von sklerosiertem Knorpel den Markknochen von dem Periost trennt. An der Innenfläche des Markknochens sieht man vielfach eine einfache Reihe kleiner, würfelförmiger Zellen mit deutlichem Zelleib und rundlich-ovalen Kernen eingelagert — offenbar eine Osteoblastenschicht. Die Markknochenauskleidung erstreckt sich bis in die proximale Epiphyse hinein, fehlt aber in den äußersten Enden des Markraumes. Nach außen von dem Markknochen, stellenweise aber auch als direkte Begrenzung des Markraumes, findet sich eine Schicht von verkalktem Knorpel, die nirgends sehr beträchtlich ist. Sie steht in Verbindung mit dem Epiphysenknorpel, ist nahe dem Diaphysenende am ansehnlichsten und wird gegen die Diaphysenmitte immer dünner, um dann schließlich auf eine gewisse Strecke gänzlich zu verschwinden. Vielfach ist der Knorpel in direktem Anschluß an Markraum und Markknochen sklerotisch verändert, durch das Auftreten rötlich gefärbter Höfe um die Knorpelzellen ausgezeichnet. Die Abgrenzung des Markknochens gegen den sklerosierten Knorpel ist namentlich dann, wenn es sich um dünne Schichten von beiden handelt, sehr schwierig oder unmöglich. Eine Schale von stellenweise sehr deutlich grobfaserigem Periostknochen bildet den äußeren Abschluß der Diaphyse. Der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes entspricht der engsten Markraumstelle und berechnet sich aus den oben angegebenen Maßen auf 52—53 μ. In derselben Gegend hat auch der Periostknochen seine größte Dicke, die im Mittel 41,25 μ beträgt. Die Dickendurchmesser des Knochens sind in verschiedenen Radien recht verschieden, namentlich in der Gegend des proximalen Diaphysenendes, da hier der Periostknochen eine starke, massive Längsleiste bildet. Mit der Beinhaut hängt die äußere Oberfläche der periostalen Knochenschale auf das innigste zusammen. Das Periost ist dünn, ziemlich zart, höchstens 3 μ dick. Mehrere Gefäßkanäle verbinden den Markraum mit der Umgebung. Zwei, vielleicht auch drei Gefäßkanäle kommen der proximalen Epiphyse allein zu. Sie sind ganz kurz, mäßig weit und haben einen radiären Verlauf. Der Markknochenbelag setzt sich in diese Kanäle fort. Ein weiterer kurzer, radiär verlaufender Kanal mit sehr ansehnlicher Lichtung ohne Markknochenauskleidung findet sich ganz nahe dem proximalen Ende der Diaphyse. In der Umgebung des distalen Diaphysenendes kommen zwei Gefäßkanäle vor, beide von Markknochen ausgekleidet. Der am weitesten distal gelegene, recht enge Kanal verläuft etwa radiär in querer Richtung, während der andere, weitere schräg von außen distal nach innen proximal, gegen die Mitte des Skeletteiles, den Periostknochen durchbohrt.

Von den beiden Knochen des Unterarmes hat die Ulna den einfachsten Bau. In ihrer Achse erstreckt sich noch ein massiver Knorpelstab, der im Diaphysenabschnitt verkalkt und von einer periostalen Knochenschale umhüllt ist. Der geringste Durchmesser des Knorpelstabes im Betrag von 37,5 μ findet sich etwa in der Mitte des Skeletteiles, und an derselben Stelle hat auch der Periostknochen seine größte mittlere Dicke, die sich auf 26,25 μ beläuft. Die beiden Epiphysen bestehen gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel. Dasselbe ist auch beim Radius der Fall, dessen Diaphyse aber einen

recht ansehnlichen Markraum enthält. Dieser reicht beiderseits nicht ganz bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze, so daß die Enden des periostalen Knochenrohres noch einen kleinen Knorpelkern umfassen. Von da aus erstreckt sich ein dünner Streif von dunkelblau gefärbtem Diaphysenknorpel noch eine Strecke weit gegen die Diaphysenmitte zu, fehlt aber gänzlich in einem mittleren Abschnitt der Diaphyse. Stellenweise bemerkt man auch Anzeichen von Knorpelsklerose, die meist nicht deutlich abgrenzbar ist gegen eine dünne Schicht von Markknochen, die eine nur unvollständige Auskleidung des Markraumes bildet. Ziemlich selbständig erscheint der Markknochen im mittleren Teil der Diaphyse. Er hat hier eine größte Dicke von im Mittel 7,5 μ. Die Markraumlichtung ist hier recht eng. Der geringste Durchmesser beläuft sich an einer Stelle, die offenbar proximal von der Diaphysenmitte liegt, auf 37,5 μ. Demnach hat der von dem Periostknochen umschlossene Raum einen kleinsten Durchmesser von 52,5 μ. Ihm entspricht eine größte mittlere Dicke des Periostknochens von 22,5 μ. Nach den Diaphysenenden zu wird der Markraum viel weiter: namentlich ist dies distal auffällig. Nur ein einziger kurzer, radiär verlaufender Gefäßkanal öffnet sich in den Markraum. Er liegt innerhalb der proximalen Hälfte der Diaphyse, etwa gleichweit von der Markraumenge und dem Diaphysenende entfernt. Die Carpalia bestehen sämtlich massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel, während die Metacarpalia und Phalangen denselben primitiven Bau wie die Ulna erkennen lassen. Ihre periostale Knochenschicht ist recht dünn.

Zusammenfassung: Plethodontinae.

Die fünf von uns untersuchten Species von Plethodontinae sind in ihrer Größe sehr verschieden. Ihre Gesamtlänge schwankt zwischen 58 und 165 mm, und dementsprechend haben wir auch beträchtliche Längenunterschiede der großen Skeletteile Femur und Humerus, die zwischen 2,75 und 9 mm messen. Unser Material ist deshalb sehr wohl geeignet, zu entscheiden, wie weit Größendifferenzen der Tiere von Einfluß auf den Bau der Knochen sind. Wir finden auch hier, wie anderwärts, eine allmähliche Abnahme in der Komplikation des Knochenaufbaues von proximal nach distal, entsprechend der Größe der Skeletteile, nur mit Uebergehung der Tarsalia resp. Carpalia. Die einfachsten Verhältnisse liegen also in den Metatarsalien resp. Metacarpalien und Phalangen vor. Diese sind aber gleichzeitig — allerdings mit einer gewissen Einschränkung — um so primitiver gebaut, je kleiner das Tier ist, von dem sie stammen: diese Erscheinung könnte ja auch mit dem Alter zusammenhängen, denn unser Exemplar von Manculus quadridigitatus ist sicher kein ausgewachsenes Tier: bei dem ersten Exemplar von Batrachoseps attenuat. und bei Stereochilus margin. haben wir es aber zweifellos mit einem ausgewachsenen Tier zu tun. Die einfachsten Zustände zeigen uns die Metacarpalien und Phalangen des 82/43 mm langen Stereochilus marginatus. Sie haben einen völlig knorpeligen Achsenstab und einen dünnen periostalen Knochenmantel. Dasselbe gilt für einige Metatarsalien und Phalangen des 58/24 mm langen Manculus quadridigitatus. Hier aber haben bereits zwei große Metatarsalien und eine Grundphalanx einen Markraum in der Diaphyse, der sich bis gegen die

Epiphysen ausdehnt, den Diaphysenknorpel zum größten Teil verdrängt und bereits hier und da Spuren einer Markknochenauskleidung erkennen läßt. Etwas einfacher verhalten sich die Metacarpalien und Phalangen des 102/46 mm langen und ganz offenbar ausgewachsenen Batrachoseps attenuatus. Hier besteht nämlich überall noch ein kontinuierlicher Achsenstab, und nur in die Mitte des Metacarpale II ist ein Gefäßkanal eingedrungen und hat durch teilweise Einschmelzung des Achsenknorpels einen kleinen Markraum gebildet. Wir müssen also konstatieren, daß das Handskelett des ausgewachsenen Batrachoseps attenuatus einfachere Verhältnisse aufweist als das Fußskelett eines erheblich kleineren und noch jugendlichen Manculus quadridigitatus. Die kompliziertesten Befunde zeigen die Metatarsalien resp. Metacarpalien und Phalangen zweier recht großer Tiere, nämlich eines mit 148/73 mm ungewöhnlich großen Plethodon glutinosus und eines 165/90 mm langen Spelerpes ruber. Bei beiden umschließen die Diaphysen einen umfangreichen einheitlichen Markraum, der sich bis gegen die Diaphysen-Epiphysengrenze ausdehnt. Die Epiphysen bestehen noch völlig aus unverkalktem Knorpel. Vom Diaphysenknorpel bleibt aber nur sehr wenig oder gar nichts erhalten. Die Markraumwand trägt einen nur recht geringen Belag von Markknochen, und die Verbindung des Markraumes mit der Umgebung kommt zustande durch einige (bei Plethodon sogar meist nur durch einen) mäßig weite, kurze Gefäßkanäle, die im mittleren Abschnitt der Diaphyse radiär oder wenig schräg nach der Diaphysenmitte hin gerichtet den Periostknochen durchbohren. Einzelne Endphalangen von Plethodon enthalten keinen Markraum, sondern bestehen noch gänzlich aus Knorpel, der eine Kuppe von Periostknochen trägt.

Die Carpalia und Tarsalia sind überall vollständig aus unverkalktem Hyalinknorpel aufgebaut.

Unter den Skeletteilen des Unterarmes resp. Unterschenkels zeigt wiederum Stereochilus, trotzdem es nicht das kleinste Tier ist, die einfachsten Zustände. Die Ulna besitzt noch einen kontinuierlichen Achsenstab, dessen engste Stelle der Mitte des Skeletteiles entspricht, und der von einer periostalen Knochenschale umhüllt ist. Ein Markraum fehlt. Dagegen kommt ein solcher allen übrigen Skeletteilen des zweiten Extremitätenabschnittes zu. Seine Ausdehnung wechselt. Er ist am kleinsten im Radius von Stereochilus, ferner in Radius und Ulna des ungewöhnlich großen Plethodon glutinosus. Hier reichen die blinden Enden des einheitlichen Markraumes nicht bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze, sondern es bleibt innerhalb der Ränder des periostalen Knochenrohres proximal wie distal noch ein massiver Knorpelkern erhalten. Im übrigen sind aber die Reste des Diaphysenknorpels gering, namentlich fehlt er auf einer Strecke im mittleren Abschnitt der Diaphyse. Etwas größer ist die Ausdehnung des Markraumes in Tibia und Fibula von Spelerpes ruber und namentlich in den kleinen Skelettstücken des jugendlichen Manculus quadridigitatus. Bei Spelerpes ist der Diaphysenknorpel noch verhältnismäßig ansehnlich, da Knorpelbälkchen in die erweiterten Markraumenden einragen, bei Manculus aber reicht der Markraum einheitlich bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze, und ein Knorpelkern an den Diaphysenenden fehlt. Bei allen diesen Skeletteilen sind die Epiphysen massiv knorpelig und unverkalkt. Das ändert sich in

Radius und Ulna des ebenfalls sehr kleinen, aber ausgewachsenen Batrachoseps I. In der Ulna nämlich dringt der Markraum sowohl proximal wie distal in die Epiphysen ein, im Radius nur distal deutlich, vielleicht auch etwas proximal. Von dem Diaphysenknorpel ist hier nur noch ganz wenig erhalten, im Radius etwas mehr als in der Ulna. Eine Markknochenauskleidung des Markraumes ist überall vorhanden, fehlt aber an den Enden und ist im ganzen gering entwickelt. Die gesamte Knochenwand der Diaphyse ist verhältnismäßig dick an Radius und Ulna des ungewöhnlich großen Plethodon, ganz besonders dünn an Tibia und Fibula des jugendlichen Manculus. Hier beträgt sie in der Mitte der Fibula nur 10—15 μ. Die Zahl der Gefäßkanäle entspricht nur ungefähr der Größe der Tiere und Skeletteile. Im Radius von Stereochilus fanden wir nur einen Gefäßkanal innerhalb der proximalen Hälfte der Diaphyse. Ebenfalls nur ein Kanal kommt der Fibula des viel kleineren Manculus zu, während die Tibia desselben Tieres deren drei besitzt. Die Kanäle liegen hier in der Diaphysenmitte oder etwas proximal davon. Nur zwei Gefäßkanäle beobachteten wir im Radius von Batrachoseps I; davon liegt einer nahe dem proximalen, der andere am distalen Ende der Diaphyse. Vier Kanäle besitzt die Ulna, davon zwei im mittleren Diaphysenteil, je proximal und distal von deren Mitte resp. der Markraumenge, und zwei nahe am distalen Ende der Diaphyse. Alle diese Kanäle sind ganz kurz und verlaufen annähernd quer resp. radiär. Eine größere Zahl von Gefäßkanälen zeichnen die längeren Skeletteile, Tibia und Fibula von Spelerpes, Radius und Ulna von Plethodon aus. In der Ulna von Plethodon verteilen sich ihre Außenmündungen über die ganze Oberfläche, während sie bei den übrigen drei Knochen in der Gegend der Diaphysenmitte sich sammeln. Auch diese Kanäle sind alle kurz und verlaufen radiär oder ganz wenig schräg von proximal und distal außen nach der Diaphysenmitte innen zu. Die Lage des geringsten Durchmessers des Achsenteiles (Diaphysenknorpel resp. Markraum + Markknochen) ließ sich nicht überall feststellen. Wir fanden sie an Ulna und Radius von Batrachoseps I, sowie am Radius von Stereochilus proximal von der Mitte, an der primitiv gebauten Ulna desselben Tieres etwa in der Mitte des Skeletteiles. Wir nehmen also an, daß die Ulna von Stereochilus ein gleichmäßiges Längenwachstum besitzt, die drei anderen Skeletteile aber distal rascher wachsen als proximal. Bei Batrachoseps sind die rascher wachsenden Abschnitte auch reicher mit Gefäßkanälen versehen, für Stereochilus trifft dies aber nicht zu, da hier der einzige Gefäßkanal dem proximalen Diaphysenabschnitt angehört. Der geringste Durchmesser des Achsenteiles beträgt in der Ulna bei Batrachoseps 45 μ, bei Stereochilus 37,5 μ, im Radius 65 resp. 52,5 μ, so daß also in beiden Fällen der Radiusdurchmesser den der Ulna übertrifft.

Aehnliche Verschiedenheiten in der Ausdehnung des Markraumes wie die Knochen des zweiten Extremitätenabschnittes zeigen auch die des ersten, nämlich Femur und Humerus. In den Hauptzügen des Baues stimmen sie überein, sehr deutlich ist hier aber zu sehen, daß der Markraum der Diaphyse sich um so weiter in die Epiphysen hinein erstreckt, je kleiner das betreffende Skelettstück ist. Das 9 mm lange Femur von Spelerpes ruber hat zwei völlig knorpelige Epiphysen, die in ihren tiefsten, zentralen Teilen nur undeutlich verkalkt sind. Der Markraum durchzieht als ein einheitlicher Kanal den mittleren

Teil der Diaphyse: gegen deren Enden hin wird er weiter und von Bälkchen durchsetzt. Seine blinden Enden erreichen nicht die Epiphysen-Diaphysengrenze, so daß die Ränder des periostalen Knochenrohres noch einen Knorpelkern umfassen, der proximal unbedeutend, distal ansehnlicher ist. Im 7 mm langen Humerus von Plethodon, sowie im 4,5 mm langen Humerus von Stereochilus besteht nur die distale Epiphyse noch gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel, während die proximale in sehr großem Umfang verkalkt ist und in ihrem Inneren einen oder mehrere unregelmäßig geformte Ausläufer des Diaphysenmarkraumes enthält. Distal reicht der Markraum bei Plethodon bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze und wird hier von Knorpel- resp. Knochenbälkchen durchsetzt; bei Stereochilus endigt er mit mehreren Spitzen schon in einiger Entfernung von der distalen Diaphysen-Epiphysengrenze. Im 3,5 mm langen Humerus von Batrachoseps I, dem 2,75 mm langen Humerus von Batrachoseps II und dem 2,75 mm langen Femur von Manculus treten die Enden des Markraumes in die beiden Epiphysen ein. Dies Verhalten ist stärker ausgeprägt bei dem ausgewachsenen Batrachoseps I, viel schwächer bei den beiden jugendlichen Präparaten. In letzteren beiden ist die proximale Epiphyse stärker eingeschmolzen als die distale. Stets ist der Markraum bei diesen kleinen Knochen einheitlich nicht bloß durch die Diaphyse hindurch, sondern bis in die erweiterten Endstücke innerhalb der Epiphysen hinein.

Die Weite der Markraumlichtung wechselt sehr, aber nicht in direktem Zusammenhang mit der Größe des Tieres und des Skelettteiles. Sie ist im allgemeinen gering im Bereich des mittleren Abschnittes der Diaphyse und wird ansehnlicher gegen deren Enden resp. in den Epiphysen. Meist nimmt sie von einer engsten Stelle aus nach beiden Enden hin allmählich zu. Eine Ausnahme bildet nur Batrachoseps, bei dem durch die ganze Diaphyse hindurch der Durchmesser mehrfach zu- und abnimmt, und zwar in stärkerem Maße bei I wie bei II. Im allgemeinen findet sich der geringste Durchmesser des Markraumes an einer mehr oder weniger proximal von der Diaphysenmitte gelegenen Stelle. Nur im ganz proximal gelegenen Collum humeri kann er nach vorübergehender Vergrößerung seinen geringsten Betrag erreichen, wie wir bei Plethodon beobachteten. Der Markraumdurchmesser schwankt innerhalb der Diaphyse von Batrachoseps I zwischen 10 und 25 μ, von Batrachoseps II zwischen 25 und 35 μ. Bei Stereochilus ist der geringste Durchmesser 30 μ, bei Manculus 55 μ, bei Plethodon 180 μ und erreicht bei Spelerpes etwa denselben Betrag (150 μ). Die Maße sind nicht exakt miteinander vergleichbar, da sie zum großen Teil von Längsschnitten genommen wurden.

Dasselbe gilt für die Dicke der Markknochenschicht, die eine in verschiedenem Grade ausgebildete Auskleidung des Markraumes darstellt. Sie ist recht gering bei Stereochilus im Humerus, wo sie in der Gegend der Markraumenge, also proximal von der Diaphysenmitte, nur eine Dicke von 11—12 μ besitzt, sie fehlt in derselben Gegend bei Manculus, ist dagegen viel ansehnlicher bei Batrachoseps, Spelerpes und Plethodon. Im Humerus des letzteren Tieres betrug die Markknochendicke in der Gegend der Markraumenge etwa 35 μ. Allgemein bemerken wir, daß die Markknochendicke in dem mittleren

Diaphysenteil, der der Markraumenge entspricht, verhältnismäßig gering ist. Sie nimmt von da nach dem distalen Ende hin stets beträchtlich zu, um endlich wieder abzunehmen und in den äußersten Ausläufern des Markraumes gänzlich zu fehlen. Nach dem proximalen Ende zu ist das Verhalten schwankend. Ein geringe Dickenzunahme kann die allmähliche Abnahme epiphysenwärts unterbrechen. Bei Batrachoseps II erreicht der Markknochen in der distalen Hälfte des Humerus eine Dicke bis 40 μ, bei Batrachoseps I bis zu 60 μ, ebenso bei Plethodon, bei Stereochilus bis zu 23 μ, während im Femur von Manculus die maximale Dicke 30 μ, von Spelerpes 75 μ beträgt. In der verhältnismäßig sehr ansehnlichen Markknochenauskleidung bei Batrachoseps haben offenbar Resorptionsprozesse sich abgespielt. Mehrfach beobachteten wir an der Innenfläche des Markknochens eine einfache Osteoblastenschicht mit ovalen oder rundlichen Kernen.

Den Inhalt des Markraumes bildet überall ein zellreiches Knochenmarkgewebe, das im Humerus von Batrachoseps I und II, sowie von Stereochilus Fettzellen in geringer Zahl enthält. Diese fehlen in den anderen Präparaten. Bei Plethodon und Manculus beobachteten wir mehrkernige Riesenzellen und bei Batrachoseps I auch Pigmentzellen im Markraum.

Den äußeren Abschluß der Diaphyse bildet eine Schale von mehr oder weniger deutlich grobfaserigem periostalen Knochen. Diese ist vollständig nur an den beiden großen Knochen, dem Femur von Spelerpes und dem Humerus von Plethodon. In den vier kleineren Skeletteilen zeigt aber der periostale Knochenmantel nach dem distalen Diaphysenende hin Durchbrechungen, die parallel der Größenabnahme der Skeletteile zuzunehmen scheinen; wenigstens sind sie noch ganz gering bei Stereochilus, sehr bedeutend aber bei Batrachoseps I und II, sowie bei Manculus. Bei Stereochilus stehen diese Durchbrechungen offenbar in Beziehungen zu Gefäßkanälen, bei den anderen Knochen ist dies nicht ersichtlich. An der Stelle der Durchbrechungen tritt der Markknochen anscheinend an die Oberfläche des Skeletteiles, in direkte Berührung mit dem Periost. Es ist aber nicht zu entscheiden, ob nicht eine dünnere oder dickere Lage von sklerosiertem Knorpel, der sich oft nicht gegen den Markknochen abgrenzen läßt, den Markknochen dauernd von dem Periost trennt. Es scheint dies um so wahrscheinlicher, als eine direkte Berührung von Markknochen und Periost nicht verständlich ist. Eine solche könnte nur zustande kommen durch Resorption des Periostknochens und der Reste von Diaphysenknorpel von außen her. Anzeichen eines solchen Vorganges wurden aber hier nicht beobachtet. Die größte Dicke des Periostknochens liegt in der proximalen Diaphysenhälfte etwa in der Gegend der Markraumenge. Im ganzen geht sie parallel der Größe der Skeletteile. Sie beträgt bei Batrachoseps II, Manculus und Stereochilus im Mittel etwa 40 μ, bei Batrachoseps I mit sehr wechselnden Befunden und Resorptionserscheinungen bis zu 70 μ; bei Plethodon steigt sie auf 110 μ und bei Spelerpes sogar auf 300 μ.

Von der ursprünglichen knorpeligen Unterlage der Skeletteile ist nicht mehr viel übrig geblieben, namentlich dort, wo der Markraum sich bis in die Epiphysen hinein ausgedehnt hat, so daß von den Rändern des periostalen Knochenrohres kein Knorpelkern mehr umfaßt wird. Ueberall ist der Diaphysenknorpel im mittleren Teil auf eine nicht unbeträchtliche Strecke unterbrochen. Seine Reste sind verkalkt

oder in der unmittelbaren Umgebung des Markraumes resp. des Markknochens sklerosiert. An allen Präparaten fiel uns auf, daß die Reste des Diaphysenknorpels distal umfangreicher sind als proximal. Beachten wir daneben, daß die proximale Epiphyse viel mehr durch die Ausdehnung des Markraumes zerstört wird als die distale, daß ferner die engste Markraumstelle und ihr entsprechend der geringste Durchmesser des Achsenteiles des Skeletteiles (Markraum + Markknochen) proximal von der Mitte der Diaphyse liegen, so werden wir dadurch in der Auffassung bestärkt, daß das Längenwachstum auch dieser Knochen distal ein lebhafteres ist als proximal. Der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes beträgt bei Batrachoseps II ca. 65 μ, bei Batrachoseps I ca. 70 μ, woraus hervorgeht, daß derselbe bei der Zunahme des Humerus von 2,75 auf 3,5 mm Länge sich nicht verändert hat. Weniger bedeutungsvoll sind die anderen Maße, die bei Stereochilus auf 53 μ, bei Manculus auf 55 μ, bei Spelerpes auf 200 μ und bei Plethodon auf 250 μ berechnet wurden.

Die Gefäßkanäle sind zahlreicher in den großen, spärlicher in den kleinen Skeletteilen. Viele sind bei querem Verlauf nur ganz kurz, andere bei schrägem Verlauf länger und dann meist von einer Markknochenschicht ausgekleidet. Ihre Lichtung hat bald größeren, bald geringeren Durchmesser. Ueberall, mit Ausnahme des Humerus von Plethodon, verteilen sich die Kanäle auf eine proximale und eine distale Gruppe oder nur eine proximale Gruppe, während eine mittlere hier nicht deutlich nachweisbar war. Bei Spelerpes gehören die mäßig zahlreichen Kanäle ausschließlich der Diaphyse an und verlaufen schräg von außen nach innen gegen die Diaphysenmitte zu. Bei allen übrigen Formen aber entfallen auch einzelne Gefäßkanäle auf die Epiphysen, je nachdem diese in ihrem Inneren Ausläufer des axialen Markraumes besitzen. So liegen bei Plethodon drei Kanäle ausschließlich in der proximalen Epiphyse. Außerdem kommt hier eine mäßige Zahl von Kanälen den beiden Diaphysenenden zu. Sie sind meist kurz und wenig schräg. Die längsten Kanäle finden sich am distalen Ende der Diaphyse. Auch einzelne Anastomosen kommen vor. Die beiden Exemplare von Batrachoseps zeigen nicht ganz übereinstimmende Befunde. Bei dem jugendlichen Tier haben wir einen Kanal in der proximalen Epiphyse, einen zweiten am proximalen und weitere drei bis vier am distalen Ende der Diaphyse. Das erwachsene Tier bietet proximal an Epiphyse und Diaphyse dieselben Zustände, distal aber nur zwei Kanäle in der Diaphyse und zwei weitere in der Epiphyse. Die Kanäle sind kurz, verlaufen radiär und haben eine ziemlich weite Lichtung, deren Durchmesser in einem Fall sogar bis zu 100 μ beträgt. Die Beobachtungen bei Batrachoseps könnten zu dem Schluß veranlassen, daß der rascher wachsende Abschnitt des Skeletteiles auch reicher an Gefäßkanälen sei. Dem widersprechen aber die Befunde bei Manculus und Stereochilus. Am Femur von Manculus zählten wir vier Kanäle, die alle proximal gelegen sind; einer ausschließlich innerhalb der Epiphyse, die übrigen am Rande der Diaphyse. Der proximalen Humerusepiphyse von Stereochilus gehören zwei bis drei Kanäle ausschließlich an, während die Diaphyse proximal von einem, distal von zwei Kanälen durchbohrt wird.

Wir finden also bei den Plethodontinae ganz überwiegend in den größeren Skeletteilen je eine proximale und eine distale Gruppe von

Gefäßkanälen. Am Femur von Spelerpes und am Humerus von Plethodon dehnen sich aber die Gefäßkanalmündungen der proximalen Gruppe auch noch gegen die Diaphysenmitte resp. Achsenteilenge hin aus, so daß hier doch vielleicht eine mittlere Gruppe von Gefäßkanälen angenommen werden darf. Nur in einigen Fällen von kleineren Skeletteilen kommen auch ein oder wenige Gefäßkanäle ausschließlich in der Diaphysenmitte vor. Soweit wir die Lage der engsten Stelle des Achsenteiles feststellen konnten, ergab sich diese proximal von der Mitte, stellenweise sogar in besonders ausgeprägter Weise. Daraus geht hervor, daß wir hier nur ein am distalen Diaphysenende lebhafteres Wachstum nachweisen konnten, womit das Vorkommen des umgekehrten Falles nicht ausgeschlossen werden soll. Der Intensität des Wachstums entsprach nicht immer der Reichtum an Gefäßkanälen. Das Periost wird überall von einer sehr dünnen, lockeren, zellreichen Bindegewebsschicht gebildet (bei Stereochilus hat sie eine Dicke von etwa 3 μ), und nur gegen das Diaphysenende hin, in der Gegend der Ossifikationsgrube, wird es etwas dicker und derber.

c) Amblystomatinae.

1. Amblystoma opacum.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 100 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 54 mm, offenbar voll ausgewachsenes Tier, da nach Gadow (1901, p. 110) die Gesamtlänge 3—4 inches, also bis zu 100 mm beträgt. Boulenger (1882) gibt an, das die Gesamtlänge beim ♂ 90 mm, beim ♀ 94 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 49 resp. 55 mm beträgt; rechte Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Unterarm und Hand, Schnittdicke 20—25 μ; linke Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Querschnittserie durch Unterschenkel und Fuß, Schnittdicke 20—30 μ.

Der Humerus hat eine Gesamtlänge von etwa 7 mm. Sein Bau erscheint außerordentlich leicht und locker, da die Achse fast des ganzen Skeletteiles von relativ sehr weiten Hohlräumen eingenommen wird (vgl. Taf. 4, Fig. 18). Gegen das distale Ende zu wird der Humerus immer dicker und die distale Epiphyse erscheint wesentlich breiter als die proximale. Letztere hebt sich nur schwach von der im ganzen schlanken Diaphyse ab. An der Oberfläche der Epiphysen finden wir eine dünne Schicht von hyalinem Knorpel mit zahlreichen Zellen, die sich gegen die Oberfläche immer stärker abplatten. In die Grundsubstanz gehen Bindegewebsfibrillen stellenweise kontinuierlich über, soweit der Knorpel nicht der Gelenkfläche zugekehrt ist. Diese Fibrillen lassen sich aber im Knorpel nicht weiter verfolgen und auch anderweitige faserige Strukturen sind nicht nachweisbar. In den tieferen Teilen der Epiphyse nimmt die Knorpelgrundsubstanz anfangs eine mehr fleckige, später gleichmäßige dunkelblaue Färbung an; sie ist offenbar verkalkt. Im Zentrum endlich erscheinen sehr umfangreiche, unregelmäßig geformte, buchtige Hohlräume, die mit Gefäßkanälen in Zusammenhang stehen und später mit diesen noch näher betrachtet werden sollen.

In die Diaphyse hinein setzt sich der verkalkte Knorpel nur in ganz geringem Umfang und auf eine kurze Strecke fort. Er ist etwas ansehnlicher am distalen als am proximalen Diaphysen-

ende. Außen wird die Diaphyse von einer Knochenschale umhüllt, die — ein Produkt des Periost — in den mittleren Teilen der Diaphyse am dicksten ist und gegen die beiden Enden hin allmählich ausläuft. Im Verhältnis zur Größe des Skeletteiles ist die größte Dicke des Periostknochens recht unbedeutend. Sie beträgt etwa 95—100 μ. Der Knochen läßt deutlich eine faserige Struktur erkennen, es fehlen aber ganz grobe Faserbündel, oder sind wenigstens auf Längsschnitten nicht sichtbar. Eine lamelläre Schichtung beschränkt sich auf die oberflächlichsten Knochenlagen und wird angedeutet durch verwaschene, in ziemlich geringen Abständen nebeneinander liegende Längsstreifen. Die Knochenhöhlen sind sehr groß, stellenweise mit zahlreichen unregelmäßigen Ausläufern versehen, meist aber schlank, spindelförmig, langgestreckt, wobei ihre Längsachse der des Skeletteiles parallel verläuft.

Mit der äußeren Oberfläche des Knochens steht in innigem Zusammenhang das Periost, das hier eine ganz dünne, nicht scharf nach außen abgegrenzte Lage von lockerem, zartem Bindegewebe darstellt. Es enthält recht zahlreiche, sehr langgestreckte, schmale, stäbchenförmige Kerne. An den Enden der Diaphyse ist es verhältnismäßig am stärksten ausgebildet. An der Epiphysen-Diaphysengrenze setzen sich die Fasern des Periost in die Knorpelgrundsubstanz fort. Eine Ossifikationsgrube ist ziemlich deutlich zu erkennen, doch finden sich keine ausgeprägten Knorpelzellen zwischen den Bindegewebsfibrillen des Periost resp. Perichondrium. An der Epiphysen-Diaphysengrenze scheinen, namentlich distal, entsprechend den Enden des periostalen Knochenrohres, die Knorpelzellen dichter beisammenzuliegen und zahlreichere Kern- und Zellteilungen sich abzuspielen. Andere Anzeichen einer hier vorliegenden Proliferationszone sind wegen der Ausdehnung der Gefäßkanäle resp. des Markraumes nicht bemerkbar.

Die ganze Achse der Diaphyse nimmt ein einheitlicher Markraum ein, der in der Gegend der Diaphysenmitte einen Durchmesser von ca. 425 μ besitzt und von da proximalwärts sich nur wenig verschmälert, bis auf 400 μ, distalwärts aber sehr erheblich verbreitert. Er steht in offener Kommunikation mit sehr unregelmäßig geformten, buchtigen, mehr oder weniger vollständig durch schlanke Knorpelbalken gegeneinander abgegrenzten Hohlräumen, die das Zentrum der Epiphysen einnehmen. Auch in den Diaphysenraum ragen noch hier und da von Knorpel resp. von Knochen gebildete kleine leistenartige Vorsprünge ein. Dieser Markknochen hat eine ganz andere Beschaffenheit als der Periostknochen. Seine Fasern sind äußerst fein, seine spärlichen Zellen klein, spindelförmig, parallel zur Knochenoberfläche abgeplattet, anscheinend wenig verästelt. Er zeigt eine feine, scharf begrenzte, lamellöse Schichtung, soweit er nicht bloß in ganz dünnen Lagen vorkommt. Derartiger feinfaseriger Knochen kleidet den größten Teil der den Skeletteil durchziehenden Hohlräume aus, besitzt aber nirgends eine bedeutende Dicke. Sie beträgt im Mittel bis zu 30 μ und an der engsten Stelle des Markraumes etwa 20 μ. Er fehlt nur an wenigen Stellen innerhalb der Diaphyse, auf größere Strecken aber in den Epiphysen und läßt namentlich hier die blinden Enden der Hohlräume frei. Der Innenfläche der feinfaserigen Knochenschicht liegen hier und da einzelne lange ovale Kerne an. In der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze scheint stellenweise feinfaseriger Knochen, offenbar als Ersatz zugrunde gegangenen Knorpels resp.

als Auskleidung von Gefäßkanälen, bis zur Oberfläche des Skeletteiles sich auszudehnen. Den Inhalt der Markräume bildet ein lockeres, zartes Bindegewebsgerüst mit zahlreichen Blutgefäßen, großen blasigen Fettzellen und vereinzelten Rundzellen. Außerdem finden sich in ziemlich großer Zahl stark verästelte, umfangreiche Pigmentzellen, erfüllt mit zahlreichen gelbbraunen Körnern. Während die Grenze zwischen fein- und grobfaserigem Knochen fast überall deutlich sichtbar ist, macht es stellenweise große Schwierigkeiten, eine scharfe Trennungslinie zwischen feinfaserigem Knochen und dem angrenzenden Knorpel zu erkennen. Letzterer ist nämlich im Anschluß an die Markräume nicht überall nur blau gefärbt, verkalkt, sondern auch an vielen Stellen sklerosiert. Dichte, rosa gefärbte, ziemlich scharf nach außen abgegrenzte Höfe umschließen die oft sehr verkleinerten Zellhöhlen, und von diesen gelegentlich konfluierenden Höfen läßt sich der feinfaserige Knochen vielfach nicht deutlich unterscheiden.

Mit der äußeren Umgebung des Skeletteiles stehen die Markräume durch Gefäßkanäle in Verbindung. Diese finden sich in ziemlich großer Zahl und verteilen sich auf drei Gruppen, je eine den beiden Enden, die dritte dem mittleren Abschnitt des Skeletteiles zukommend. Ein größerer Reichtum der einen oder anderen Gruppe an Gefäßkanalmündungen ließ sich nicht feststellen; auch eine morphologische Diaphysenmitte trat im Gegensatz zur mathematischen nicht deutlich hervor. Die Gefäßkanäle sind alle sehr kurz, da sie den relativ dünnen Periostknochen in ganz gerader oder wenig schräger Richtung durchsetzen. Die Gefäßkanäle an den Diaphysenenden sind deutlich schräg nach der Diaphysenmitte zu gerichtet, während in den mittleren Teilen der Diaphyse ihre Verlaufsrichtung wechselt, indem sie bald direkt quer, bald schräg nach der Mitte oder auch nach dem Ende der Diaphyse orientiert ist. Einige derartige Befunde sind in das etwas schematisierte Längsschnittbild eingetragen. An der Oberfläche sowohl der proximalen wie der distalen Epiphyse war mit Sicherheit je ein Gefäßkanal nachzuweisen, der direkt in diese vordringt und nicht in den Bereich des periostalen Knochenmantels der Diaphyse fällt.

Auch die weiter distalwärts liegenden Skelettstücke der vorderen Gliedmaße sind sehr leicht und locker gebaut und stimmen in den Grundzügen ihrer Anordnung mit dem Humerus überein. In den beiden Unterarmknochen durchzieht die Achse der Diaphyse ein weiter, einheitlicher Markraum, der an beiden Enden in mehrere kleinere Verästelungen oder Ausbuchtungen sich fortsetzt. Letztere dringen bis in das Zentrum der knorpeligen Epiphysen vor. Der Periostknochen der Diaphyse bildet eine verhältnismäßig sehr dünne Knochenschale, deren grobfaserige Beschaffenheit namentlich an den Einpflanzungsstellen von Sehnen deutlich hervortritt. Im Innern der Epiphysen ist die Knorpelsubstanz verkalkt, wie aus der dunkelblauen Färbung hervorgeht. Erscheinungen von Knorpelsklerose sind nicht recht deutlich erkennbar. Von den Epiphysen her dehnt sich der Knorpel in ganz dünnen Streifen nur auf eine kurze Strecke in das Bereich der Diaphyse aus. Die Wandungen der Markräume sind stellenweise mit einem dünnen Belag feinfaseriger Knochensubstanz versehen, dessen Vorhandensein aber wegen seiner geringen Ausbildung nur mit Hilfe stärkerer Vergrößerungen festgestellt werden kann, weshalb er auch auf der Textfig. 101 nicht sichtbar wird. Die Gefäß-

kanäle verhalten sich in den beiden Unterarmknochen verschieden. Sie sind zahlreicher in der Ulna als in dem kleineren Radius. Alle Gefäßkanäle sind sehr kurz, da sie in gerader oder wenig schräger Richtung den dünnen Periostknochen durchbohren. An der Ulna verteilen sich die ziemlich weiten Mündungen auf die Gegend der Diaphysenmitte und wenig proximal davon. Am Radius beobachten wir nur zwei Gefäßkanäle, von denen der eine etwa in der Mitte der Diaphyse, der andere innerhalb deren proximaler Hälfte, noch ziemlich weit vom Diaphysenende entfernt, sich vorfindet. Der Inhalt der Markräume ist derselbe wie am Humerus. Das Periost ist außerordentlich zart. Ossifikationsgrube und Proliferationszone wenig deutlich ausgeprägt.

Von den vorhandenen 6 Carpalia stimmen fünf insofern überein, als sie durchweg aus Knorpel bestehen, der in seinem Zentrum eine meist etwas ungleichmäßig verteilte, fleckige, dunkelblaue Färbung

Fig. 101.

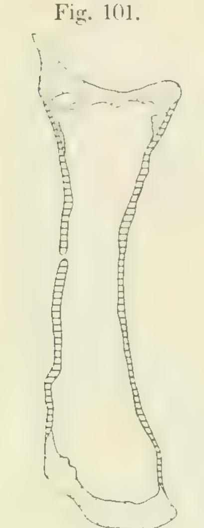


Fig. 102.



Fig. 101. Amblystoma opacum, Radius. Längsschnitt, Schema. Vergr. 18,8:1.

Fig. 102. Amblystoma opacum, Intermedium. Schema. Vergr. 75,5:1.

der Grundsubstanz als Anzeichen von Verkalkung aufweist. Von Knorpelsklerose ist nichts zu sehen. Knochen fehlt an diesen Skelettstücken gänzlich. Eine Ausnahme unter den Carpalia bildet das Intermedium, anscheinend das umfangreichste der Carpalelemente. Dieses enthält in seinem Inneren einen sehr großen Markraum, der nur noch von einer dünnen Schicht von Knorpel umwandet ist (vgl. Textfig. 102). Letzterer ist in seinen tieferen Teilen im Anschluß an den Markraum verkalkt. Aber auch hier fehlt Knorpelsklerose und jegliche Knochenbildung. Durch zwei kurze weite Kanäle hängt der Markraum des Intermedium mit der Umgebung zusammen. Seinen Inhalt bilden Blutgefäße, begleitet von lockerem Bindegewebe, das zahlreiche große blasige Fettzellen und in geringerer Zahl kleine Rundzellen enthält. Vielfach stehen die Elemente des Carpus durch ein zellreiches faserknorpeliges Gewebe untereinander in Zusammenhang.

Die Metacarpalia verhalten sich ganz ähnlich wie die größeren Knochen der vorderen Extremität. Sie enthalten in der Achse der

Diaphyse einen großen einheitlichen Markraum, der sich aber meist auf die Diaphyse beschränkt und mit seinen Enden wenig oder gar nicht in die kleinen und zentral nur wenig verkalkten Epiphysen eindringt. Der periostale Knochenmantel ist dünn und nicht deutlich grobfaserig. Ein Wandbelag von feinfaserigem Knochen ist stellenweise in ganz dünner Schicht zu erkennen, fehlt aber auch vielfach gänzlich. Die Zahl der Gefäßkanäle wechselt zwischen 1 und 3. Sie münden in der Gegend der Diaphysenmitte.

Von den Phalangen stimmen einige — welche es sind, läßt sich bei der Unvollständigkeit der letzten Schnitte der Serie nicht genau feststellen — im Bau mit den Metacarpalien überein. Andere aber stellen nur einen in der Mitte eingeschnürten, an den Enden kolbig verdickten Knorpelstab dar, der in seinem mittleren verkalkten Abschnitt von einer dünnen Schicht periostalen Knochens umhüllt wird.

Der Aufbau des ca. 8 mm langen Femur zeigt weitgehende Aehnlichkeit mit dem des Humerus. Der Diaphysenteil enthält einen umfangreichen, im ganzen einheitlichen Markraum, der sich unter Verästelung einerseits in die ansehnliche proximale, andererseits in die relativ unansehnliche distale Epiphyse hinein fortsetzt. Der Durchmesser des Markraumes ist am geringsten an einer Stelle, die etwas proximal von der Diaphysenmitte gelegen ist. Er beläuft sich hier auf 315 μ. In derselben Gegend bildet die Wand des Markraumes eine etwa 7 μ dicke Schicht von feinfaseriger Knochensubstanz, an welche sich nach außen ein im Maximum 125 μ dicker Ring von nicht sehr grobfaserigem Periostknochen anschließt. Gegen die beiden Diaphysenenden zu bemerkt man zwischen den relativ dünnen Schichten von Periost- und Markknochen einen ganz schmalen dunkelblauen Streifen von verkalktem Knorpel, der gegen die Epiphysen zu immer ansehnlicher wird und einem Hohlzylinder von verkalktem Knorpel angehört, der sich von den beiden Epiphysen her recht weit in die Diaphyse hinein erstreckt. Die Epiphysen bestehen in der Hauptsache aus Knorpel, der im Zentrum verkalkt resp. sklerosiert ist, soweit nicht Fortsetzungen des axialen Markraumes der Diaphyse an seine Stelle getreten sind. Die feinfaserige Knochenauskleidung erstreckt sich durch den ganzen Diaphysenmarkraum in ganz geringer Dicke und setzt sich ebenso auf eine kurze Strecke noch in die Hohlräume im Innern der Epiphysen fort. Ihre größte Dicke beträgt nicht mehr als 12 μ. Der Inhalt aller Markräume ist derselbe wie im Humerus, ein von zahlreichen Blutgefäßen durchsetztes, lockeres Bindegewebe, reich an Fettzellen, zwischen denen sich relativ spärliche Rundzellen und große, weit verästelte Pigmentzellen verteilen. In der Gegend der distalen Diaphysen-Epiphysengrenze besteht insofern eine deutliche Ossifikationsgrube, als der Rand des periostalen Knochenrohres in eine Rinne des Epiphysenknorpels eingreift und im Anschluß daran die Bindegewebszüge des Periostes direkt in die Knorpelgrundsubstanz sich fortsetzen. Die Zellen des Periostes zeigen keine deutliche Annäherung an Knorpelzellen. In der Umgebung des Diaphysenendes ist das Periost verhältnismäßig gut ausgebildet, eine nur dünne, aber gegen die Umgebung schärfer abgegrenzte Schicht von Bindegewebe, dessen feine Fasern in dichter, paralleler Anordnung der Längsrichtung des Skelettteiles folgen. Dazwischen liegen mäßig zahlreiche, langgestreckte, fast stäbchenförmige Kerne. In den mittleren Teilen der Diaphyse ist die Beinhaut förmlich aufgelöst, nicht mehr gegen die Umgebung abge-

grenzt und dargestellt durch einen ganz lockeren, feinfaserigen Bindegewebszug. Eine Proliferationszone ist in der Gegend der Epiphysen-Diaphysengrenze sehr wohl erkennbar, indem hier entsprechend den Rändern des periostalen Knochenrohres zahlreiche kleine Knorpelzellen dicht beieinander liegen. Im übrigen wird das Bild natürlich gestört durch die starke Ausdehnung des Markraumes epiphysenwärts. Die Verbindung des Markraumes mit der Umgebung vermitteln mehrere kurze, ziemlich weite Gefäßkanäle, von denen einige in der Gegend der Diaphysenmitte, einige andere proximal von dieser in der Gegend des Trochanter major den Periostknochen durchsetzen. Sie zeigen keine bestimmte Anordnung und Verlaufsrichtung und fehlen in der distalen Hälfte des Skeletteiles ganz.

Zellreiches faserknorpeliges Gewebe setzt die Tibia in kontinuierlichen Zusammenhang mit dem Femur. Beide Unterschenkelknochen zeigen im wesentlichen dieselbe Zusammensetzung wie das Femur. Durch die ganze Diaphyse zieht sich ein sehr weiter Markraum, der sich an seinen beiden Enden in die knorpeligen Epiphysen hinein ausdehnt. Der Periostknochen ist verhältnismäßig sehr dünn. Seine grobfaserige Beschaffenheit tritt auf den Quer- und Schrägschnitten viel deutlicher hervor als auf den Längsschnitten durch andere Knochen desselben Tieres. An der Oberfläche des Periostknochens ist ein inniger Zusammenhang zwischen der Knochensubstanz und dem dünnen Periost sowie den sich ansetzenden Sehnen zu bemerken. Die Faserbündel des Bindegewebes und der Sehnen gehen direkt in die Knochengrundsubstanz über. An den Wandungen der Markräume finden sich streckenweise Ablagerungen von feinfaseriger Knochensubstanz, aber nur in geringer Ausdehnung und von unbedeutender Dicke. In den mittleren Teilen der Diaphyse grenzen feinfaseriger Markknochen und grobfaseriger Periostknochen direkt aneinander. Dagegen findet sich in den beiden Endabschnitten der Diaphyse zwischen beiden Knochenarten eine ganz dünne Schicht von dunkelblau gefärbtem, verkalktem Knorpel. Dieser setzt sich von dem verkalkten Zentralteil der Epiphysen her ziemlich weit in die Diaphyse hinein fort. Die Gefäßkanäle sind kurz, ziemlich weit und verlaufen im ganzen in querer oder wenig schräger Richtung. An der Tibia finden sich mehrere Kanalmündungen an der Oberfläche des schlanksten Diaphysenteiles, der anscheinend etwa der Diaphysenmitte entspricht. Einige weitere Gefäßkanäle liegen distal von dieser Stelle. Eine ganz exakte Feststellung der Lage der Gefäßkanalmündungen ist nicht möglich, da die Schnitte nicht genau quer, sondern schräg zur Achse des Skeletteiles geführt sind. Dasselbe gilt für die Fibula. Hier beobachteten wir mehrere Gefäßkanäle im mittleren Teil der Diaphyse und anscheinend etwas proximal davon.

Auch die Tarsalia stehen vielfach untereinander in einem kontinuierlichen faserknorpeligen Zusammenhang. Von den beobachteten 10 Elementen besitzen vier nur einen relativ geringen oder ganz unbedeutenden Umfang. Diese bestehen alle durchweg aus Knorpel, der bei den drei größeren im Zentrum eine unregelmäßige, fleckige, dunkelblaue Färbung als Ausdruck von Verkalkung aufweist. Das kleinste Stück ist ganz gleichmäßig hellblau gefärbt und anscheinend unverkalkt. Die übrigen sechs Tarsalia, die zum Teil recht ansehnliche Größe besitzen, enthalten in ihrem Inneren weite Markräume, die durch einen bis zwei kurze, weite Gefäßkanäle auf der dor-

salen oder ventralen Oberfläche sich nach außen öffnen. An der aus verkalktem Knorpel bestehenden Wand der Markräume findet sich hier und da ein ganz unbedeutender Belag von feinfaserigem Knochen. Erscheinungen von Knorpelsklerose sind nirgends mit Deutlichkeit zu erkennen, doch ist auch die feinfaserige Knochenauskleidung nicht immer als solche mit absoluter Sicherheit zu identifizieren. Der Inhalt der Markräume ist derselbe wie an allen übrigen Knochen. Stellenweise ist die Wand der Markräume sehr dünn. Auf der dorsalen und ventralen Oberfläche, selten auch an einer der Seitenflächen dieser sechs größeren Tarsalia breitet sich eine ganz dünne Schicht eines dichten, zellarmen, rötlich gefärbten Gewebes aus, das wir als Periostknochen auffassen, obgleich bei seinem geringen Umfang die grobfaserige Beschaffenheit nicht mit Sicherheit zu erkennen ist. Die von dem fibrillär gebauten, nach außen unregelmäßig abgegrenzten Gewebe umschlossenen spärlichen Zellen haben eine im ganzen spindelförmige Gestalt, mit mehrfachen feinen Seitenästen. Stellenweise ist es diese Schicht allein, die den Abschluß des zentralen Markraumes des Tarsale nach außen bildet. Das Periost ist auch hier von äußerster Zartheit und stellt in keiner Weise eine selbständige Schicht dar.

Die Metatarsalia und ebenso die Grundphalangen sind ähnlich gebaut wie die übrigen langen Skeletteile und enthalten in der Diaphyse einen großen Markraum, der sich bald auf die Diaphyse beschränkt, bald auch bis in das Zentrum der Epiphysen hinein ausdehnt. Der Periostknochen ist sehr dünn, und nur in ganz geringem Umfang läßt sich eine zarte Auskleidung von feinfaserigem Markknochen konstatieren. Ein bis zwei Gefäßkanäle münden in der Gegend der Diaphysenmitte. Zur vollständigen Uebersicht sämtlicher Mittel- und Endphalangen reichen die vorhandenen Schnitte nicht aus. Die meisten von ihnen enthalten offenbar keinen Markraum, sondern stellen ein in der Mitte schlankes, an den Enden angeschwollenes Stück von großblasigem, zellreichem Knorpel dar, der in in seinem mittleren Abschnitt verkalkt und von einer dünnen Lage von Periostknochen umhüllt ist.

2. Amblystoma mexicanum.

Material: zwei Exemplare: I Gesamtlänge 205 mm, Schnauzenspitze—Kloake 110 mm; linke Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm, Längsschnittserie durch Vorderarm und größten Teil der Hand, Schnittdicke 25 μ. II Gesamtlänge 190 mm, Schnauzenspitze—Kloake 108 mm; rechte Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Querschnittserie durch Tarsus, Schnittdicke 25 μ. Nach Leunis (1883) beträgt die Länge des Axolotl 150—200 mm. Gadow (1901, p. 112) gibt an, daß die Gesamtlänge von A. mexic. gewöhnlich 8—9 inches = 200—225 mm beträgt, gelegentlich aber bis zu 1 Fuß = 300 mm steigen kann (Triton ingens). Ambl. tigrinum, als dessen Larvenform A. mexicanum angegeben wird, kann nach Gadow bis zu 9 inches = 225 mm lang werden. Nach Boulenger (1882) beträgt die Gesamtlänge von A. tigrinum beim ♂ 138, beim ♀ 214 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 73 resp. 107 mm. Unser Exemplar I ist nach diesen Angaben etwa ausgewachsen.

Der Humerus hat eine Gesamtlänge von ca. 15 mm. Wir unterscheiden an ihm eine knöchern umwandete Diaphyse und die beiden durchaus knorpeligen Epiphysen. Der Knorpel der Epiphysen hat im ganzen hyaline Beschaffenheit. Die Zellen sind meist rundlich und liegen einzeln oder zu wenigen beisammen in der Grundsubstanz; nur gegen die Oberfläche hin sind sie sehr dicht zusammengedrängt und hier stellenweise abgeplattet. Soweit der Knorpel nicht der Gelenkhöhle zugekehrt ist, wird er von einem zarten Perichondrium in dünner Schicht überlagert. Das Bindegewebe der Knorpelhaut ist reich an ovalen, langen und schlanken Kernen und hängt innig mit der Knorpelgrundsubstanz zusammen. Die proximale Epiphyse zeigt auf dem Querschnitt streckenweise eine birnförmige Gestalt, ähnlich wie bei Proteus, und enthält in ihrem Zentrum einen Bezirk von geringer Ausdehnung, in welchem Knorpelzellen und Höhlen nicht sichtbar sind und die Grundsubstanz verändert erscheint. Dies macht sich bemerklich durch eine ungleichmäßige Färbung nach Behandlung mit Boraxkarmin. Der Bezirk gewährt den Anblick eines ungefärbten Feldes, in welches ein unregelmäßig geformter, dunkelrot gefärbter, homogener Streifen mit verwaschenen Rändern eingelagert ist. Knorpelfaserungen waren in den Epiphysen des Humerus von Amblystoma nirgends zu sehen. Gegen die Diaphysengrenze zu verliert sich an der Oberfläche des Knorpels der homogene Charakter. Es treten in der unmittelbaren Umgebung der Knorpelhöhlen Körner in der Grundsubstanz auf, die sich mit Hämalaun dunkelblau färben. Diese Körner nehmen an Menge immer mehr zu und verschmelzen untereinander zu einem dunkeln Ring um die Knorpelhöhle. Indem endlich die dunkelblauen Höfe benachbarter Knorpelhöhlen im Umfang so weit zunehmen, daß sie sich berühren und zusammenstoßen, grenzt sich an der Oberfläche des Knorpels ein schmaler Streifen ab, dessen Grundsubstanz eine ziemlich gleichmäßige dunkelblaue Färbung aufweist.

Die Diaphyse besteht aus einem Knochenrohr, das in seinen mittleren Teilen einen Markraum, an den beiden Enden gegen die Epiphysen zu einen Knorpelkern umschließt. Letzterer wird ebenso wie der Knochenmantel von Gefäßkanälen durchsetzt, die meist mit dem axial gelegenen Markraum kommunizieren. Betrachten wir zuerst die knöcherne Wandung der Diaphyse, so sehen wir, daß dieselbe zum größten Teil aus grobfaseriger Knochensubstanz sich aufbaut. Stellenweise grenzt sich ziemlich deutlich eine schmale innerste Schicht des Knochens gegen die Hauptmasse ab. Diese Schicht scheint aus relativ feinen, zirkulär verlaufenden Fasern zu bestehen und keine Zellen einzuschließen. Im übrigen stellt sich der Knochenmantel als ein Geflecht von Fasern dar, die, an Dicke sehr wechselnd, in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Feinere Fasern überwiegen an der Oberfläche, abgesehen von einzelnen Bezirken, die offenbar den Einpflanzungsstellen von Sehnen entsprechen. Hier finden wir Fasern von ansehnlicherem Querschnitt in verschiedenen Richtungen getroffen. Desgleichen kommen öfters dickere Fasern in den mittleren und tieferen Teilen des Knochenquerschnittes vor. Nirgends aber erreichen die Fasern solche Dimensionen, wie wir sie bei anderen Formen, z. B. bei Cryptobranchus, beobachteten. Eine zur Knochenoberfläche konzentrische Schichtung innerhalb der Knochensubstanz ist nur vereinzelt ziemlich deutlich zu erkennen. Die etwas verwaschenen Grenzlinien

der Schichten folgen in geringen Abständen aufeinander. Außerdem aber bemerken wir in vielen Schnitten einen überwiegend zirkulären Verlauf der Knochenfasern, wodurch eine Art konzentrischer Zeichnung entsteht, die aber niemals scharf hervortritt, was möglicherweise mit der Färbung zusammenhängt. Die Knochenhöhlen sind sehr groß, von sehr unregelmäßiger Form und mit zahlreichen verzweigten Ausläufern versehen, die sich oft auf weite Strecken verfolgen lassen. Nicht ganz selten finden sich zwei Kerne innerhalb einer Höhle. Die Form der Kerne ist sehr wechselnd. Namentlich in den oberflächlichen Teilen sieht man öfters langgestreckte und ziemlich schmale, große, ovale Knochenzellkerne, und hier besitzen auch die Knochenzellen und Höhlen offenbar eine bestimmte Anordnung, entsprechend dem zirkulären Verlauf stärkerer Bündel von Knochenfasern resp. den Knochenschichten. Sie erscheinen langgestreckt und abgeplattet. Die lange Achse läuft der Oberfläche der Knochenschicht parallel, die kurze Achse entspricht dem Radius des Knochenquerschnittes. Meist aber läßt sich eine bestimmte Orientierung der Knochenhöhlen in dem Gewirr der Fasern nicht nachweisen, und oft liegt die lange Achse der Knochenzelle im Radius des Knochenquerschnittes und die kurze Achse tangential zu demselben. Auch die Verteilung der Zellen ist eine ganz unregelmäßige, indem sie an einzelnen Stellen dichter beisammen liegen und dann wieder in größeren Bezirken gänzlich fehlen. Die grobfaserige Knochenschale ist am dicksten in der Gegend der Diaphysenmitte. Sie hat hier einen Durchmesser von ca. 0,35 mm. Gegen die beiden Enden zu nimmt die Dicke im ganzen gleichmäßig ab.

Die gesamte grobfaserige, an das Periost sich anschließende und offenbar von diesem herstammende Knochenmasse wird von sehr zahlreichen G e f ä ß k a n ä l e n durchsetzt. Diese finden sich über die ganze Länge der Diaphyse verstreut, und wohl jeder Querschnitt zeigt mehrere Mündungen von solchen. Das Lumen der Kanäle ist von mäßiger Weite, und ihr Durchmesser überschreitet wohl selten 100 μ, hält sich vielmehr meist unterhalb dieser Länge. Eng sind namentlich die Mündungen an der Oberfläche, während die Weite in der Tiefe zunimmt. Viele Kanäle haben eine sehr einfache Form, indem sie in annähernd radiärer Richtung und geradem Verlauf von außen nach innen sich einsenken. Kompliziertere Gestaltungen gehen aber an vielen Stellen daraus hervor, daß mehrere benachbarte Gefäßkanäle durch quere resp. tangential verlaufende Anastomosen verbunden sind, die dann in der mittleren Schicht der Knochenschale einen Kanal bilden, der auf längere oder kürzere Strecken parallel zur Oberfläche des Knochens auf dem Querschnitt sich ausdehnt. Hierdurch, sowie durch die beträchtliche Anzahl der Gefäßkanäle überhaupt, gewinnt die periostale Knochenschale ein sehr wenig kompaktes, sondern außerordentlich lockeres, spongiöses Gefüge (vgl. Textfig. 103—105). Den Inhalt der Gefäßkanäle bilden Blutgefäßschlingen, begleitet von einem lockeren Bindegewebe mit einzelnen rundlichen oder ovalen Kernen und ziemlich zahlreichen großen Fettzellen. Gelegentlich finden sich hier auch große, vielkernige Riesenzellen, die offenbar als Osteoklasten zu deuten sind und bei der Entstehung und Verbreitung der Gefäßkanäle eine wichtige Rolle spielen. Soweit Schichtungen der grobfaserigen Knochensubstanz oder zirkulär verlaufende Fibrillenzüge erkennbar sind, werden sie

von den Gefäßkanälen direkt durchsetzt, mit Ausnahme der oberflächlicheren Knochenlagen, in welchen die Anordnung der Fibrillen durch den Verlauf der Gefäßkanäle beeinflußt zu werden scheint. Wir schließen daraus, daß die Gefäßkanäle erst nach der Ablagerung einer grobfaserigen Knochenschicht von nicht unbeträchtlicher Dicke durch Einschmelzung unter Mithilfe von Osteoklasten entstanden sind und erst die jüngeren Knochenschichten bei ihrer Bildung bereits Mündungen von Gefäßkanälen vorfanden, denen entsprechend bei dem weiteren Dickenwachstum des Knochens Lücken ausgespart wurden. In ähnlicher Weise wird bei dem Längenwachstum des Skeletteiles gegen die Epiphysen zu zuerst grobfaserige Knochensubstanz abgelagert und diese dann unter Resorption von Gefäßkanälen durchbrochen, die bis in das Zentrum des Skeletteiles vordringen. Jedenfalls finden sich an den beiden Enden des Humerus die jüngsten, am wenigsten umfangreichen Gefäßkanäle. Dies zeigt sich auch in dem Verhalten der Wandungen der Gefäßkanäle, welche in wechselndem Umfang eine Auskleidung von feinfaseriger Knochensubstanz besitzen, auf welche unten im Zusammenhang näher zurückzukommen sein wird.

Fig. 103.



Fig. 104.

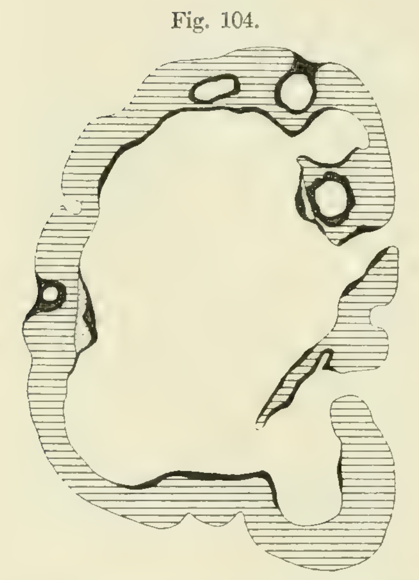


Fig. 105.

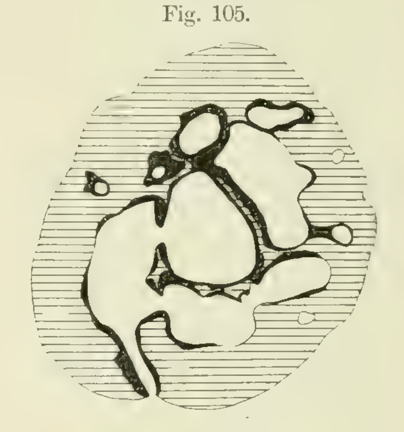


Fig. 103—105. Amblystoma mexicanum, Humerus. Querschnitte aus einer Serie, Schemata, Fig. 103 aus mehreren Schnitten kombiniert, Fig. 105 etwa Diaphysenmitte. Vergr. 50 : 1.

Zunächst wenden wir uns zum eingehenderen Studium des Achsenknorpels der Diaphyse. Von den beiden Epiphysen her setzt sich der Knorpel kontinuierlich in das Knochenrohr der Diaphyse

fort und läßt sich im Innern desselben ziemlich weit verfolgen. In der Mitte der Diaphyse aber fehlt in einer Längenausdehnung von etwa 5 mm der Knorpel ganz und ist durch einen großen einheitlichen Markraum ersetzt. Bereits an der Epiphysen-Diaphysengrenze bemerkten wir eine oberflächliche Veränderung der Knorpelgrundsubstanz, die zu einer dunkleren Färbung derselben mit Hämalaun führte. Diese Veränderung, die wir hier als Verkalkung bezeichnen wollen, ohne näher auf ihren Charakter einzugehen, gewinnt innerhalb der Diaphyse immer mehr an Ausdehnung. Sie ergreift mehr und mehr auch die tieferen Teile des Knorpels, und indem dieser gegen die Diaphysenmitte gleichzeitig fortdauernd an Durchmesser abnimmt, erstreckt sich bald die Verkalkung auf den gesamten Querschnitt. Dies Verhalten bleibt aber nur auf eine kurze Strecke bestehen. Die zentralen Partien des Knorpels verlieren mit der Annäherung an die Diaphysenmitte wieder die dunkle Färbung, und die Verkalkung bleibt weiterhin auf einen oberflächlichen Ring beschränkt. Gleichzeitig fällt auf, daß namentlich in den zentralen Partien des Knorpels die Knorpelhöhlen beträchtlich an Umfang zunehmen und dicht beieinander liegen, so daß der Knorpel ein blasiges Aussehen gewinnt, während in der verkalkten Oberfläche kleinere Elemente und reichlichere Grundsubstanz überwiegen. Erst in einiger Entfernung von der Diaphysen-Epiphysengrenze treten Gefäßkanäle auf, die durch den grobfaserigen Knochen hindurch in den Knorpel vordringen, die verkalkte Zone durchsetzen und sich in dem zentralen Knorpel nach verschiedenen Richtungen, namentlich auch gegen die Epiphysen zu, verbreiten, um hier endlich blind zu enden. Hier findet man gelegentlich auch Riesenzellen. Die Formen des Gefäßkanallumens sind sehr unregelmäßig, da die großen Knorpelhöhlen eröffnet und die sie trennenden schmalen Balken von Grundsubstanz stehengeblieben sind. Eine weitere Veränderung des Knorpels macht sich in der Umgebung dieser Gefäßkanäle bemerkbar. Rings um Gruppen von Knorpelzellen sondert sich eine Rinde von Grundsubstanz dadurch ab, daß sie eine helle Rosa- oder Rotfärbung annimmt und ein eigentümlich undurchsichtiges, homogenes oder bisweilen körniges Aussehen darbietet. Eine scharfe, meist etwas zackige Linie bildet die Grenze gegen die verkalkte, dunkelblau gefärbte Grundsubstanz. Wir bezeichnen diese Knorpelveränderung als Sklerose, ohne eine nähere histologische Analyse vorzunehmen. Derselbe Vorgang findet sich auch an anderen Stellen der Oberfläche des verkalkten Knorpels im direkten Anschluß an den periostalen Knochen, anscheinend nur vereinzelt in den der Oberfläche nächstliegenden Teilen des unverkalkten Knorpels. Es scheint stellenweise, als ob die rötlich gefärbte Schale zu einer Verkleinerung der Knorpelhöhle und zu einer Ueberführung derselben aus der ursprünglich rundlichen in eine unregelmäßig spindelförmige führen könnte. Indem mit der fortschreitenden Annäherung der Querschnittserie an die Diaphysenmitte die Zahl der Gefäßkanäle rasch zunimmt, verschmelzen deren Enden innerhalb des Achsenknorpels zu großen buchtigen Hohlräumen, welche mehr und mehr den unverkalkten zentralen Knorpel ersetzen. Verfolgen wir die Querschnittserie weiter gegen die Diaphysenmitte zu, so sehen wir anfangs mehrere aus dem Zusammenfluß benachbarter Gefäßkanalenden entstandene Markräume innerhalb des zentralen unverkalkten Knorpelfeldes voneinander getrennt durch breite Knorpelbrücken und außen gemeinsam umschlossen

durch einen Ring von verkalktem Knorpel, den die zuführenden Gefäßkanäle hier und dort durchbohren. Weiterhin werden die Markräume immer größer, der Umfang des Knorpelfeldes immer geringer und die Dicke der trennenden Knorpelbalken immer unansehnlicher. Allmählich fließen die Markräume zu einem einheitlichen Hohlraum zusammen, in welchen noch gelegentlich kleine Knorpelleisten vorragen, bis endlich auch diese verschwinden und nur noch in der äußeren Umgrenzung, entsprechend der inneren Oberfläche des periostalen Knochens, ein schmaler, durch Gefäßkanäle vielfach unterbrochener Streif von verkalktem Knorpel übrig bleibt. Schließlich verliert sich auch dieser, und es folgt, wie bereits erwähnt, eine etwa 5 mm lange Strecke, innerhalb welcher ein einheitlicher Markraum nur von Knochen umwandet wird. Jenseits dieser Strecke tritt der Knorpel wieder auf und setzt sich in derselben Weise, wie eben beschrieben wurde, zur entgegengesetzten Epiphyse fort. Alle Markräume sind, ebenso wie die Gefäßkanäle, angefüllt mit Blutgefäßschlingen, begleitet von einem lockeren Bindegewebe mit rundlichen und ovalen Kernen gleichzeitig als Träger sehr zahlreicher Fettzellen, vereinzelter granulierter Markzellen und mehrkerniger Riesenzellen. Die Weite des Markraumes ist in der Gegend der Diaphysenmitte am geringsten. Der geringste mittlere Durchmesser des Markraumes inklusive seiner feinfaserigen Knochenauskleidung beträgt 250 μ und findet sich an einer Stelle, die nur ganz wenig proximal von der Mitte der Diaphyse liegt. An den Enden der Diaphyse erreicht der von dem periostalen Knochenmantel umschlossene Achsenteil einen Durchmesser bis zu 2,5 und 3 mm.

Wie oben erwähnt wurde, besitzen die Gefäßkanäle und die daran sich anschließenden Markräume, wenigstens streckenweise, einen Wandbelag von feinfaseriger Knochensubstanz. Dieser ist am umfangreichsten in der Gegend der Diaphysenmitte und nimmt von da aus nach den beiden Enden der Diaphyse zu ab. Im Vergleich zur Größe des Skeletteiles ist die Ausbildung der feinfaserigen Knochensubstanz überall eine recht geringe. Ihre Dicke beträgt an der engsten Stelle des Markraumes nur 10 μ. In den jüngsten Gefäßkanälen und Markräumen findet sich nur eine dünne Schicht von feinfaserigem Knochen als mehr oder weniger vollständige Auskleidung der mittleren Abschnitte, während die Anfangs- und Endstücke derselben eines solchen Belages entbehren. Je älter und weiter ausgedehnt die Gefäßkanäle sind, um so vollständiger und gleichzeitig dicker stellt sich ihre feinfaserige Knochenwand dar. Allerdings fehlen auch hier nicht Stellen, an denen die grobfaserige Knochenwand direkt mit dem Inhalt der Gefäßkanäle in Berührung tritt. Offenbar geht von hier aus die Proliferation der Kanäle unter Resorptionserscheinungen vor sich. Die sogenannte feinfaserige Knochensubstanz hat ein fast homogenes Aussehen und zeigt meist eine Zusammensetzung aus relativ zahlreichen, ganz dünnen konzentrischen Schichten. Die in sie eingelagerten Zellen sind spärlich, was sich schon daraus erklärt, daß die Dicke des feinfaserigen Knochens meist 30 μ nicht überschreitet häufig auch noch darunter bleibt. Anscheinend sind die meist in der Richtung der Lamellen abgeplatteten, spindelförmigen, nicht großen Zellen viel weniger verästelt als die Elemente der grobfaserigen Knochensubstanz. Die Abgrenzung des feinfaserigen Knochens gegen den Knorpel und ebenso gegen den grobfaserigen Knochen ist

meist eine deutliche. Schwierigkeiten in der Deutung der Befunde können nur dort entstehen, wo der an den feinfaserigen Knochen angrenzende Knorpel „sklerosiert“ ist, resp. wo der grobfaserige Knochen eine besonders feinfaserige Beschaffenheit und eine regelmäßige Anordnung der Fasern zeigt. Die im „sklerosierten“ Knorpel die Zellen umschließenden Höfe der Grundsubstanz können einen ganz ähnlichen Farbton annehmen wie der feinfaserige Knochen. Es fehlt aber die konzentrische Zeichnung, und bei einiger Erfahrung wird sich die Grenze zwischen Knorpel und Knochen meist mit ziemlicher Schärfe feststellen lassen. Es fehlen bestimmte Anzeichen dafür, daß feinfaserige Knochensubstanz aus der Sklerose des Knorpels entstehen kann. Sehr schwierig und bisweilen unmöglich kann die Abgrenzung von feinfaserigem und grobfaserigem Knochen in der Gegend der Gefäßkanalmündungen sein, und zwar in den mittleren Teilen der Diaphysenoberfläche, dort, wo der grobfaserige Knochen an der Oberfläche des Skeletteiles aus relativ feinen, vorwiegend zirkulär verlaufenden Fasern besteht und die feinfaserige Auskleidung der Gefäßkanäle sich bis zu deren Mündung erstreckt. Bis kurz unterhalb der letzteren ist die Grenze zwischen beiden Knochenarten stets eine scharfe, dann aber hat man sehr oft den Eindruck, als ob die feinfaserige Knochenauskleidung der Gefäßkanäle sich in die oberflächlichste Schicht des periostalen Knochens kontinuierlich fortsetzte. Auf den beigegebenen schematischen Abbildungen ist die Grenze künstlich scharf gezogen. Daß in der Tat ein allmählicher Uebergang zwischen dem grobfaserigen periostalen und dem feinfaserigen enchondralen Knochen existiert, scheint mir durch diese Befunde noch nicht erwiesen. Jedenfalls läßt sich an manchen Gefäßkanälen, vornehmlich an den jüngeren in der Gegend der Diaphysenenden, eine scharfe Scheidung der beiden Knochenarten auch in der Umgebung der Gefäßkanalmündung durchführen. Der allmähliche Uebergang beider Knochenarten ineinander an den erwähnten Stellen kann sich daraus erklären, daß der Unterschied in der Dicke der Fasern ein ganz geringer und ihr Verlauf ein gleichartiger ist. Es ist auch im Auge zu behalten, daß dort, wo eine scharfe Grenze besteht, eine Resorption von grobfaseriger Knochensubstanz stattgefunden hat und die feinfaserige Substanz auf eine Resorptionsfläche abgelagert wurde. Die Wandungen der Mündungsstücke der Gefäßkanäle entstanden aber an den dickeren Teilen des Knochens gleichzeitig mit dessen äußersten Schichten, auf deren Bildung das Dickenwachstum des Skeletteiles beruht.

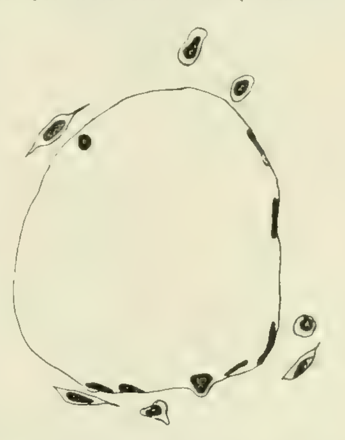


Fig. 106. Amblystoma mexicanum, Humerus. Querschnitt, Osteoblasten im Markraum an der Innenfläche des Markknochens, Schema. Vergr. 288 : 1.

Als Elemente des Endostes finden wir an der inneren Oberfläche des feinfaserigen Knochens in unregelmäßigen Abständen meist lange, schlanke Kerne und dazwischen auch rundliche Formen, offenbar Quer- und Schrägschnitte durch die größeren Kerne, dicht anliegend (vgl. Textfig. 106). Hier und da liegt ein solcher Kern halb einge-

bettet in eine oberflächliche Grube der Knochensubstanz. Es ist also klar, daß es sich um Kerne von Zellen handelt, die als Knochenzellen in die Hartsubstanz mit aufgenommen werden und deren protoplasmatischer Zelleib nicht sichtbar ist. Völlig übereinstimmende Kernreihen beobachten wir an der periostalen Oberfläche des grobfaserigen Knochens (Textfig. 107). Je nach der Schnittrichtung erscheinen sie als rundliche, kleine oder ovale, langgestreckte Gebilde, die bald mehr vereinzelt, bald dichter zusammengelagert sind. Ebensolche Kerne finden sich in größerer Zahl zwischen den zarten Fasern des dünnen Bindegewebsüberzuges des Skeletteiles, welcher das Periost darstellt. Dieses besitzt nur eine ganz geringe Dicke in der Umgebung des mittleren Teiles der Diaphyse, erscheint aber etwas dicker und dichter gebaut an den Diaphysenenden. Ossifikationsgrube und Proliferationszone waren an den vorliegenden Querschnitten nicht zu erkennen. Nur

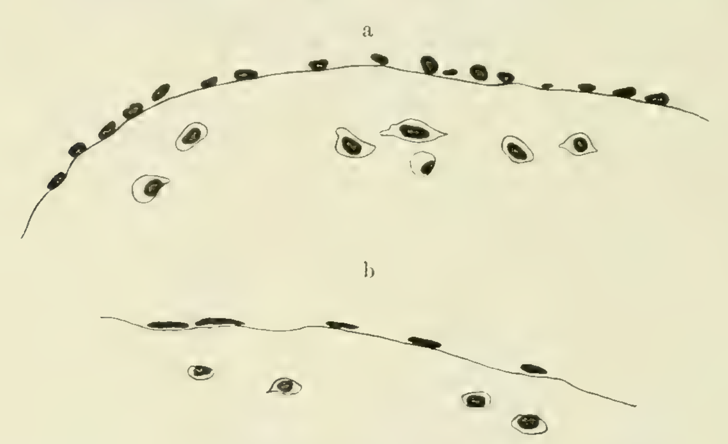


Fig. 107 a und b. Amblystoma mexicanum, Humerus. Querschnitt, Osteoblastenkernreihen an der Oberfläche des Periostknochens. Vergr. 288 : 1.

vereinzelt beobachten wir in dieser morphologisch sehr wenig gesonderten Beinhaut auch gröbere Bindegewebsfasern, die sich kontinuierlich in den Knochen hinein fortsetzen und offenbar dessen Grundsubstanz mitaufbauen helfen. Typische Osteoblasten mit deutlich sichtbarem Zelleib und in regelmäßiger epithelartiger Anordnung waren nirgends zu sehen.

Der Radius stimmt, abgesehen von seinen geringen Dimensionen, in den Grundzügen seines Baues vollkommen mit dem Humerus überein, und ebenso anscheinend die Ulna, soweit die wenigen von diesem Skeletteil vorliegenden Schnitte ein Urteil darüber gestatten. Auch hier erscheint der Knorpel, soweit sich solcher innerhalb des periostalen Knochenrohres vorfindet, an seiner Oberfläche dunkelblau gefärbt — verkalkt. Diese Verkalkung dehnt sich nahe den Enden der Diaphyse auf eine kurze Strecke über den ganzen Knorpelquerschnitt aus, um sich dann jenseits dieser Strecke gegen die Mitte der Diaphyse zu wieder nur auf einen schmalen Ring an der Oberfläche zu beschränken. Im Zentrum dieses Ringes neigt die Knorpelgrundsubstanz zu stärkerer Färbung mit Eosin, und namentlich treten in der Umgebung der Markräume stark rot gefärbte Schalen um die

Knorpelzellen herum hervor, eine Erscheinung, die wir als Sklerose bezeichneten. Eine Knorpelproliferationszone, wie wir sie an Längsschnitten anderer Urodelenknochen beobachteten, war hier in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze nicht nachweisbar. Die Fasern des periostalen Knochens sind ziemlich fein. Auf den Längsschnitten sind namentlich die longitudinal verlaufenden Züge in ansehnlicher Menge deutlich zu sehen neben solchen, die in schräger Richtung in den Knochen einstrahlen. Recht grobe Fasern kommen an einzelnen Punkten vor, die offenbar den Einpflanzungsstellen von Sehnen entsprechen. Die Zellen sind vielfach spindelförmig, und ihre Längsachse läuft der des Skeletteiles parallel. Es finden sich aber auch nicht selten ganz unregelmäßige, mit Ausläufern versehene Formen. Ihre Gruppierung ist eine regellose. Namentlich liegen sie an den Befestigungsstellen von Sehnen, wo der Knochen eine recht grobfaserige Beschaffenheit besitzt, meist in größerer Zahl dicht beisammen. Zahlreiche Gefäßkanäle dringen von außen durch den periostalen Knochen in den Skeletteil ein, verbreiten sich innerhalb des Achsenknorpels und ersetzen diesen gänzlich in dem mittleren Teil der Diaphyse, indem sie hier zu einem großen einheitlichen Markraum zusammenfließen. Der Verlauf der Gefäßkanäle innerhalb des auch an der Diaphysenmitte nicht sehr dicken periostalen Knochens ist entweder ein gerader, zum Querschnitt annähernd radiärer, oder auch ein schräger, von den Enden der Diaphyse nach deren Mitte zu gerichteter. Letzteres Verhalten ist nicht überall deutlich, was wohl auch damit zusammenhängt, daß die Gefäßkanäle durch Anastomosen untereinander noch innerhalb der periostalen Knochenschale zusammenhängen, wie wir schon auf den Querschnitten durch den Humerus erkannten. Aus den Längsschnitten des Radius ersehen wir, daß auch öfters longitudinale Anastomosen der Gefäßkanäle vorkommen, so daß diese also ein kompliziertes Maschenwerk darstellen. Im Lumen der Gefäßkanäle und Markräume beobachten wir hier und da mehrkernige, sehr umfangreiche Riesenzellen. Ein Wandbelag mit feinfaserigem Knochen ist in ähnlicher Weise, nur in geringerer Ausbildung, wie im Humerus vorhanden. Er fehlt an den Enden der Gefäßräume und ist meist deutlich vom Knorpel und periostalen Knochen zu unterscheiden. Nur an den äußersten Mündungen der Gefäßkanäle ist eine scharfe Abgrenzung nicht möglich, und es scheint, als ob hier beide Knochenarten ineinander übergingen. Das Periost besteht aus einer ganz dünnen Lage von feinfaserigem Bindegewebe. Die Enden des periostalen Knochenrohres greifen nicht in eine deutliche Rinne des Epiphysenknorpels ein, sondern lagern sich dessen Außenfläche an. Das nach außen nicht scharf abgegrenzte Periost setzt sich zum Teil in die Gelenkkapsel, zum Teil in den Diaphysenknorpel fort, indem die Bindegewebsfasern in der Grundsubstanz des Knorpels sich zu verlieren scheinen.

Die Elemente des Carpus bestehen durchweg aus gleichmäßig hellblau sich färbendem hyalinen Knorpel ohne Verkalkung und ohne Faserungen. Sie sind meist durch Gelenkräume gegeneinander sowie gegen Unterarm und Metacarpalien abgegrenzt. Nur in ganz geringem Umfang, meist den Rändern der Gelenkhöhlen entsprechend, besteht ein kontinuierlicher Zusammenhang der genannten Skelettstücke durch ein eigenartiges, zellreiches, faserknorpeliges Gewebe. Durch den Carpus zieht in dorso-ventraler Richtung ein Blutgefäß.

Die langen Skeletteile von Mittelhand und Fingern schließen sich in ihrem Bau durchaus an die größeren Knochen des Ober- und Unterarmes an, zeigen aber um so einfachere Anordnung, je weiter distal sie gelegen sind, abgesehen von den Endphalangen, in denen besondere Verhältnisse obwalten. Die Metacarpalien I, II und III unterscheiden sich nach den Längsschnittbildern von Humerus und Radius nur durch eine geringere Ausbildung aller ihrer Teile (vgl. Textfig. 108). Die sklerotischen Erscheinungen innerhalb des Knorpels, die Ausbildung undurchsichtiger, rot gefärbter Schalen um Knorpelzellen in der Gegend der Markräume, sind sehr wenig ausgeprägt. Die Fasern des Periostknochens sind verhältnismäßig fein, die ihn durchsetzenden Gefäßkanäle zahlreich, aber entsprechend der geringen Dicke der Knochenschale kurz. Sie finden sich fast an der ganzen Oberfläche der Diaphyse und fehlen nur an deren äußersten Enden wie an den größeren Knochen. Vereinzelt bestehen auch hier Längsanastomosen der Gefäßkanäle. Verhältnismäßig zahlreich kommen Riesenzellen vor, und der Wandbelag aus feinfaserigem Markknochen ist sehr unbedeutend. Seine Abgrenzung an den Gefäßkanalmündungen ist nicht deutlich. Eine Knorpelproliferationszone ist an der Epiphysen-Diaphysengrenze nicht ausgeprägt und auch keine Ossifikationsgrube als selbständiges Gebilde wahrnehmbar.



Fig. 108. Amblystoma mexicanum, Metacarpale II. Längsschnitt, Schema, aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 26,6 : 1.

Unter den Grundphalangen läßt sich bei II eine knorpelige Grundlage durch den ganzen Skeletteil hindurch verfolgen, während bei I und III der Achsenknorpel von den beiden Epiphysen her zwar verhältnismäßig weit in die Diaphyse hineinragt, aber in der Diaphysenmitte völlig durch einen nicht unansehnlichen Markraum verdrängt ist. Der Knorpel zeigt eine Verkalkung wie an den übrigen langen Knochen dieser Extremität, aber meist keine deutliche Sklerose, sondern in seinen zentralen Teilen nur eine diffuse rötliche Färbung der Grundsubstanz. Der ziemlich feinfaserige Periostknochen bildet nur eine dünne Schale, die von mehreren kurzen, einfachen, über den größten Teil der Diaphysenoberfläche verteilten Gefäßkanälen durchbohrt wird. Letztere enthalten zahlreiche Riesenzellen, die darauf hindeuten, daß die Ausbreitung der Markräume durch Resorptionsvorgänge hier erst kürzlich begonnen hat und lebhaft fortschreitet. Feinfaseriger Knochen ist in den Gefäßräumen der Grundphalanx I und III in ganz dünner Schicht vorhanden und nicht überall deutlich gegen die Unterlage abgrenzbar. Er fehlt ganz in Grundphalanx II, bei welcher stellenweise nur der Periostknochen arrodiert erscheint.

während an anderen Stellen die Gefäßkanäle bereits in den Knorpel eingedrungen sind und sich mit ihren Enden zu kleinen Markräumen vereinigt haben (vgl. Textfig. 109). Hier kommen mehrkernige Riesenzellen in ganz besonders großer Zahl vor. Das Periost ist überall sehr dünn, eine Knorpelproliferationszone und Ossifikationsgrube nicht nachweisbar. Der Zusammenhang mit den Metacarpalien und den folgenden Phalangen kommt vorwiegend oder ausschließlich durch zellreiches faserknorpeliges Gewebe zustande: nur am ersten Strahl besteht ein ansehnlicherer Gelenkspalt zwischen Metacarpale und Grundphalanx.

Ganz ähnlich wie die Grundphalanx verhält sich die Mittelphalanx II. Die Mittelphalanx III ist mit der zugehörigen Endphalanx verschmolzen zu einem eigenartigen Gebilde, das sich aus Knorpel und periostalem Knochen aufbaut. An der Außenfläche des letzteren finden sich zahlreiche Riesenzellen. Offenbar beginnt auch hier die Bildung von Gefäßkanälen. Eine nähere Schilderung der speziellen Formverhältnisse ist für das Ziel unserer Untersuchung ebenso entbehrlich wie bei der Endphalanx II, die, aus Knorpel und Periostknochen bestehend, sich nicht deutlich färben läßt und mit stumpfer Spitze die Epidermis durchbohrend nach außen vorragt. Wahrscheinlich liegt hier eine Verletzung vor. Die völlig von der Haut bedeckte Endphalanx I besteht aus einem kegelförmigen Knorpel, der zum größten Teil dunkelblau gefärbt, also verkalkt ist und eine ansehnliche Haube von nicht sehr grobfaserigem periostalen Knochen trägt. Durch den Knochen dringt ein unbedeutender Gefäßkanal, der auch eine Riesenzelle umschließt, in den Knorpel ein. Das Periost ist eine feinfaserige, an ovalen Kernen reiche, gegen die Umgebung nicht scharf abgesonderte Bindegewebsschicht.

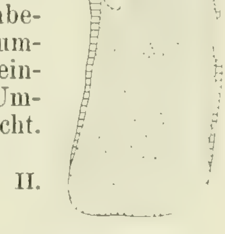


Fig. 109. Amblystoma mexicanum, Grundphalanx II. Längsschnitt. Vergr. 37 : 1.

Die beiden Epiphysen des etwa 13—14 mm langen Femur eines zweiten, etwas kleineren Tieres (vgl. Taf. 4, Fig. 19) bestehen gänzlich aus hyalinem, unverkalkten Knorpel mit zahlreichen kleinen, vorwiegend rundlichen Zellen ohne bestimmte Anordnung und reichlichen Mengen von Grundsubstanz. Die schlanke Diaphyse erscheint sehr leicht gebaut, da sie in ihrem mittleren Abschnitt einen großen und weiten, im ganzen einheitlichen Markraum umschließt, während die Knochenwandung verhältnismäßig dünn ist. In die beiden trichterförmig erweiterten Enden des Knochenrohres der Diaphyse schiebt sich ein Knorpelstab ein, der von der Epiphyse her sich in den Bereich der Diaphyse fortsetzt und proximal weiter gegen die Diaphysenmitte zu reicht als distal. Dieser Diaphysenknorpel ist an seiner ganzen Oberfläche in einer schmalen Zone verkalkt, wie aus der leicht körnigen, dunkleren Blaufärbung der Grundsubstanz hervorgeht. Ganz am Ende der Diaphyse dehnt sich die Verkalkung über den ganzen Querschnitt des Knorpels aus oder läßt nur einen sehr kleinen zentralen Bezirk frei. Diese stark ausgedehnte Verkalkung bildet

aber nur eine dünne Platte in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze, und weiter gegen die Diaphysenmitte zu bleibt die Verkalkung wieder nur auf eine relativ schmale Oberflächenzone beschränkt. Im Bereich der Diaphyse sind die Knorpelhöhlen sehr groß, die Grundsubstanz zwischen ihnen ist weniger reichlich, und der Knorpel bietet ein ziemlich großblasiges Aussehen dar. Eine bestimmte Anordnung der Zellen ist nicht sichtbar. Der Markraum endet beiderseits mit einer ziemlich geraden, nur ganz wenig welligen, quer verlaufenden Linie, er dringt hier also nicht mit nennenswerten Ausläufern in den Diaphysenknorpel vor. Etwa in der Mitte des Skeletteiles ist der Markraum am engsten. Er hat hier einen Durchmesser von etwa 550—600 μ. Nach seinen beiden Enden hin wird er erheblich weiter. Er ist ausgefüllt von einem zarten Bindegewebsgerüst, das sehr zahlreiche große Fettzellen und vereinzelte Riesenzellen enthält und von Blutgefäßen durchzogen ist. An der seitlichen Abgrenzung des Markraumes nimmt auch eine dünne Schicht von Knorpel teil, die als kontinuierlicher Streif von dem Knorpelkern des Diaphysenendes aus sich gegen die Diaphysenmitte zu fortsetzt, diese aber von beiden Enden her nicht erreicht. In der Gegend der Diaphysenmitte ist der dünne knorpelige Wandbelag vielfach unterbrochen, Reste desselben sind aber durch den ganzen Skeletteil hindurch noch nachweisbar in der Gestalt von kleinen Knorpelbälkchen, die in die Lichtung des Markraumes einragen. Ihr Vorkommen bleibt aber beschränkt auf den mittelsten Diaphysenabschnitt, während an den Enden der Markraum eine ganz einheitliche Lichtung besitzt. Alle diese dünnen Knorpelschichten sind entweder dunkelblau gefärbt, also verkalkt, oder lassen einen rötlichen Ton erkennen, der auf eine sklerotische Veränderung hinweist. Letztere ist häufig nicht scharf zu unterscheiden von der Substanz des feinfaserigen Markknochens, der stets nur in ganz dünnen Platten von geringer Ausdehnung hier und dort die innerste Auskleidung des Markraumes bildet oder die in die Markraumlichtung vorspringenden Knorpelbälkchen überzieht. Seine Dicke überschreitet wohl nie 25 μ. Die ganze Oberfläche des Skeletteiles bedeckt ein Mantel von nicht sehr grobfaseriger periostaler Knochensubstanz. Dieser hat etwa in der Diaphysenmitte seine größte Dicke im Betrag von ca. 200 μ. Nach den beiden Enden zu wird er rasch dünner und läuft dann allmählich aus. Die Ränder des periostalen Knochenrohres legen sich dicht an den massiven Knorpelstab von Diaphyse und Epiphyse an und werden außen bedeckt von einer dünnen Schicht eines kernreichen, parallelfaserigen, dichten Bindegewebes, dessen Fasern kontinuierlich in die Grundsubstanz des Epiphysenknorpels sich fortsetzen. In diesem Sinne kann von einer Ossifikationsgrube gesprochen werden. Eine Proliferationszone des Knorpels an der Diaphysen-Epiphysengrenze war hier nicht deutlich zu erkennen. Die dünne Bindegewebsschicht des Periostes ist in der Gegend der Ossifikationsgrube verhältnismäßig ansehnlich im Vergleich zu der Beschaffenheit der Beinhaut in den mittleren Teilen der Diaphyse. Sie wird hier repräsentiert durch eine ganz lockere und dünne, nach außen nicht deutlich abgrenzbare Lage von kernreichem Bindegewebe. Sehr zahlreiche Gefäßkanäle dringen von außen in den zentralen Markraum der Diaphyse ein. Sie fehlen nur an den äußersten Enden der Diaphyse, welche einen massiven Knorpelkern umschließen, und verteilen sich im übrigen ziemlich gleichmäßig über

die ganze Oberfläche der Diaphyse. Sie scheinen etwas spärlicher zu sein innerhalb der proximalen Diaphysenhälfte und namentlich sehr zahlreich im mittleren Diaphysenabschnitt. Nur die ganz nahe an den Enden gelegenen Gefäßkanäle haben einen annähernd queren resp. radiären Verlauf. Die übrigen durchsetzen den Periostknochen von beiden Enden her schräg gegen die Diaphysenmitte zu gerichtet. Alle besitzen nur geringe Länge und eine ziemlich gleichartige mittlere Weite. Die genaue Uebersicht wird vielfach erschwert durch Anastomosen der einzelnen Kanäle, die in verschiedenen Richtungen, bald longitudinal, bald quer oder tangential verlaufen. Nur ganz vereinzelt beobachten wir eine dünne Auskleidung des Gefäßkanals mit feinfaserigem Markknochen in seinem innersten Abschnitt nahe der Mündung in den großen Markraum. In beträchtlichem Umfang steht das distale Femurende durch zellreiches faserknorpeliges Gewebe in einem kontinuierlichen Zusammenhang mit Tibia und auch Fibula.

Die Tarsalia sind sämtlich massive Stücke von unverkalktem Hyalinknorpel, die vielfach ebenfalls durch Vermittlung von Faserknorpel kontinuierlich miteinander in Verbindung stehen.

Zusammenfassung: Amblystomatinae.

An die Darstellung der Befunde bei den beiden uns zur Verfügung stehenden Species von Amblystoma schließen wir eine Vergleichung derselben, die um so interessanter erscheint, als die beiden Species nicht nur beträchtlich in der Größe unterschieden sind, sondern auch in ihrer Lebensweise stark voneinander abweichen. Die von uns untersuchten Exemplare haben offenbar sämtlich den erwachsenen Zustand erreicht, wie aus den Angaben über ihre Längenmaße hervorgeht.

Vergleichen wir zunächst die vorderen und hinteren Gliedmaßen zweier in ihrer Größe nicht beträchtlich voneinander abweichenden Exemplare von Amblystoma mexicanum, so finden wir Femur und Humerus übereinstimmend in dem Besitz völlig hyalinknorpeliger Epiphysen, eines großen Diaphysenmarkraumes, der beiderseits nicht bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze reicht, und zahlreicher Gefäßkanäle, die über die ganze Oberfläche der Diaphyse bis nahe an deren Enden sich ausdehnen, stellenweise durch Anastomosen untereinander verbunden sind und entweder radiär oder schräg von beiden Enden her gegen die Diaphysenmitte von außen in die Tiefe dringen. Die proximalen und distalen Hälften der beiden Skeletteile scheinen nicht wesentlich voneinander verschieden zu sein. Der Markknochen besitzt im Humerus nur geringen Umfang und ist in dem etwas kleineren Femur noch schwächer ausgebildet. Die Unterschiede der beiden Knochen betreffen den Knorpelkern der beiden Diaphysenenden und die Dimensionen des Markraumes und des Periostknochens. Der Knorpelkern der Diaphysenenden ist im Femur völlig massiv und durch eine ziemlich gerade Linie gegen den Markraum abgesetzt. Bei dem wenig größeren Humerus dringen in den Knorpelkern sowohl Gefäßkanäle von außen, als auch kleine Ausläufer vom Markraum der Diaphyse her ein und führen zu seiner Auflockerung. Dieser Unterschied zwischen Humerus und Femur ist nur darauf zurückzuführen, daß der größere Humerus auch von einem älteren Tier stammt und hier die Ausbildung des Markraumes weiter epi-

physenwärts vorgeschritten und die Zerstörung des Achsenknorpels durch von außen eindringende Gefäßkanäle eine lebhaftere ist. Der geringste Durchmesser des gesamten Femur ist in der Gegend der Diaphysenmitte etwas größer als der des Humerus (730 : 600 µ). Diese Differenz beruht aber nicht auf dem Vorhandensein einer stärkeren Knochenwand im Femur, sondern im Gegenteil auf einer sehr viel ansehnlicheren Markraumlichtung (530 : 230 µ), verbunden mit einer geringeren Dicke des Periostknochens (200 : 350 µ), während der Markknochen in beiden Fällen ganz gering ist. Eine Erklärung dieser Unterschiede in der Markraumweite und Periostknochendicke ist deshalb nicht mit Sicherheit zu geben, weil die an Quer- und Längsschnitten genommenen Maße nicht direkt vergleichbar sind. Die geringe Dicke des Periostknochens im Femur spricht allerdings dafür, daß der Markraum durch Resorptionsprozesse erweitert wurde. Individuelle Unterschiede werden auch eine Rolle spielen. Ueber die ursprüngliche Größe des Achsenteiles sind allerdings keine Schlüsse möglich.

Radius und Ulna stimmen im Bau wesentlich mit dem Humerus überein, ebenso die Metacarpalien und Grundphalanx I und III, während Grundphalanx II und Mittelphalanx II noch eine kontinuierliche Knorpelachse besitzen und erkennen lassen, wie die Gefäßkanäle durch Mitwirkung von Osteoklasten unter Resorption von Periostknochen und Einschmelzung des Achsenknorpels von außen in die Tiefe dringen und offenbar durch anastomotische Verbindung den Markraum bilden. Ueber die entsprechenden Skelettstücke der hinteren Gliedmaße liegen keine Beobachtungen vor. Sämtliche Carpalia und Tarsalia stellen massive Stücke von unverkalktem Hyalinknorpel dar.

Bei dem uns vorliegenden Exemplar von Amblystoma opacum ist das Femur wenig länger als der Humerus (8 : 7 mm), aber an seiner engsten Stelle in der Gegend der Diaphysenmitte resp. etwas proximal davon etwas dünner (455 : 500 µ). Letztere Differenz beruht darauf, daß der Markraum des Humerus um ca. 45 µ an seiner engsten Stelle weiter ist als der des Femur, während die periostale Knochenschale des Femur in dieser Gegend nur um 25 µ dicker ist als die des Humerus. Der geringste Durchmesser des Achsenteils (Humerus 400 µ, Femur 330 µ) verhält sich hier also gerade umgekehrt wie anscheinend bei Amblystoma mexicanum. Beide große Extremitätenknochen von A. opacum sind dadurch ausgezeichnet, daß der Markraum der Diaphyse nicht nur durch die ganze Diaphyse sich hindurchzieht, sondern auch mit ansehnlichen Ausläufern bis in die beiden Epiphysen sich fortsetzt. Markknochen ist auch hier nur in geringem Maße ausgebildet. Die Zahl der Gefäßkanäle ist weder im Femur noch im Humerus sehr beträchtlich. Ihre Form ist einfach, ohne Anastomosenbildung, ihre Größe, namentlich ihre Länge, gering und ihr Verlauf radiär oder wenig schräg. Am Humerus verteilen sich die Kanäle auf eine proximale, mittlere und distale Gruppe, während am Femur nur eine mittlere vorhanden ist, wozu noch einige proximal gelegene, dem Trochanter zugehörige Kanäle hinzutreten. Bemerkenswert ist am Humerus das Vorkommen je eines Gefäßkanales, der ausschließlich in den Bereich der proximalen oder distalen Epiphyse fällt. Radius und Ulna und ebenso Tibia und Fibula verhalten sich ganz ähnlich wie Humerus und Femur, nur die Zahl der Gefäßkanäle ist verringert und, soweit sicher feststellbar, auf den mittleren Teil der Diaphyse beschränkt. Dasselbe gilt auch für Metacarpalien und Meta-

tarsalien, sowie für eine Anzahl von Phalangen. Am Fuß sowohl wie an der Hand finden sich aber auch einzelne Phalangen, die nur aus einem soliden knorpeligen Achsenstab bestehen, dessen mittlerer Diaphysenabschnitt von einem periostalen Knochenmantel umhüllt war. Hier fehlen also Gefäßkanäle, Markraum und Markknochen.

Unter den Carpalia und Tarsalia fand sich nur ein einziges, ganz kleines Element, das durchweg aus unverkalktem Hyalinknorpel besteht. Andere größere Stücke sind in ihrem Zentrum verkalkt, und endlich sind die größten Elemente von Markräumen durchsetzt, die durch 1—2 Gefäßkanäle dorsal oder volar resp. plantar nach außen sich öffnen. Im Carpus sahen wir nur ein solches Skeletstück, dagegen sechs im Tarsus. Die Markräume der Tarsalia besitzen auch eine ganz dünne und unvollständige Auskleidung mit Markknochen und außerdem kommt dorsal wie plantar den Skelettstücken anscheinend ein ganz zarter Belag von periostaler Knochenmasse zu.

Zwischen den Extremitätenknochen des ziemlich großen, wasserlebenden Amblystoma mexicanum und des viel kleineren, landlebenden Amblystoma opacum bestehen mehrere recht augenfällige Unterschiede. Bei Ambl. opacum liegt die engste Stelle des Achsenteiles, soweit sie überhaupt feststellbar war, proximal von der Mitte des Skeletteiles, bei A. mexicanum dagegen in der Mitte. In gleicher Weise verhält sich die größte Dicke des Periostknochens. Wir schließen daraus, und auch aus der stärkeren distalen Entfaltung des Diaphysenknorpels, daß bei A. opacum das Wachstum am distalen Ende der Skeletteile lebhafter fortschreitet, während es bei A. mexicanum an beiden Enden der Diaphyse in gleichmäßiger Weise sich vollzieht. Das Längenwachstum der größeren Knochen scheint bei dem von uns untersuchten Exemplar von A. opacum in der Hauptsache abgeschlossen zu sein, da die Ausdehnung der Markräume in die Epiphysen hinein die weitere Verbreitung einer am Rande der Diaphysen-Epiphysengrenze gelegenen Proliferationszone des Knorpels hemmt. Bei unseren Exemplaren von A. mexicanum dagegen sind noch so ansehnliche Reste des Diaphysenknorpels vorhanden, daß einem fortgesetzten Längenwachstum kein Hindernis entgegensteht. Auffallend erscheint die im Verhältnis zur Größe der Skeletteile sehr geringe Ausdehnung der Markräume von A. mexicanum in der Richtung gegen die Epiphysen und das Fortbestehen eines sehr beträchtlichen Restes von Diaphysenknorpel. Die Größe der Skeletteile und der Tiere spricht nicht dafür, daß dieser Befund einen Jugendzustand repräsentiert. Viel wahrscheinlicher handelt es sich um das Erhaltenbleiben eines primitiveren Verhaltens, begründet durch das Wasserleben des A. mexicanum und sein Stehenbleiben auf einem larvalen Zustand. Dafür spricht auch eine weitere Eigentümlichkeit, das Verhalten der Carpalia und Tarsalia. Diese weisen bei A. opacum Erscheinungen der Ossifikation auf, die im Carpus geringer sind als im Tarsus und im übrigen um so ausgeprägter sich darstellen, je größer das betreffende Element ist. Ganz kleine Stücke bestehen auch im Tarsus noch aus unverkalktem Hyalinknorpel, größere sind im Zentrum verkalkt und noch größere tragen auf beiden Flächen, dorsal und plantar, eine geringe Bedeckung mit Periostknochen und bergen außerdem in ihrem Innern einen Markraum, an dessen Wandungen Ablagerungen von Markknochen stattfinden. Von allen diesen Erscheinungen weisen die an Umfang viel ansehnlicheren Bestandteile

des Carpus und Tarsus von A. mexicanum keine Spur auf. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß die Ossifikation bei der wasserlebenden Form viel weniger weit vorgeschritten ist als bei der landlebenden, viel kleineren Art. In allen langen Skelettstücken des Extremitätenskeletts von A. mexicanum ist die Ausbildung von Gefäßkanälen viel ansehnlicher und komplizierter als bei A. opacum. Bei der letzteren Form fanden wir noch einige Phalangen, die einen ganz primitiven Aufbau zeigen und denen Gefäßkanäle, Markraum und Markknochen noch gänzlich fehlen. Die übrigen Phalangen, ebenso die Metacarpalien sowie Metatarsalien zeigen 1—3 Kanäle im mittleren Teil der Diaphyse und außerdem einen Markraum, dessen Ausdehnung meist auf die Diaphyse beschränkt bleibt, bisweilen aber auch in die zentral verkalkten Epiphysen eindringt. Der Radius hat zwei, Ulna, Tibia und Fibula eine größere Zahl von einfachen Gefäßkanälen, die alle im mittleren Teil der Diaphyse liegen. Aehnlich verhält sich auch das Femur, und nur im Humerus sehen wir zu der mittleren Gruppe von Gefäßkanälen noch je eine Gruppe am proximalen und distalen Ende der Diaphyse hinzutreten. Hier allein besitzt auch jede Epiphyse einen Gefäßkanal, der ihr ausschließlich zukommt. In den viel größeren Skelettstücken von A. mexicanum fanden wir nirgends mehr ein ganz primitives Verhalten, sondern überall wenigstens Anfänge von Gefäßkanälen. Deren Entstehungsweise durch Resorption von Periostknochen und Diaphysenknorpel ist sehr deutlich zu sehen an der Grund- und Mittelphalanx II, deren knorpelige Achse noch ziemlich vollständig erhalten geblieben ist. Andere Phalangen, die Metacarpalien, Radius und Ulna, verhalten sich ähnlich wie Humerus und Femur, d. h. sie besitzen zahlreiche Gefäßkanäle, deren Mündungen sich über die ganze Oberfläche verteilen, mit Ausnahme der Randpartien der Diaphyse, die einen noch massiven Knorpelkern umschließen. Je größer der Skeletteil ist und je dicker seine Schale von Periostknochen, um so stärker sind die Gefäßkanäle verästelt und durch Anastomosen untereinander verbunden. Diese Unterschiede im Verhalten der Gefäßkanäle bei A. opacum und mexicanum fanden also eine völlig ausreichende Erklärung durch die Größenverhältnisse der Skeletteile. Der Markrauminhalt hat überall den Charakter von fettzellenreichem Knochenmarkgewebe. Eine besondere Eigentümlichkeit der Knochen vom Axolotl ist eine dünne Platte von verkalktem Knorpel, die innerhalb des unverkalkten Knorpels am Diaphysenende liegt und offenbar eine bestimmte mechanische Bedeutung besitzt.

II. Mecodonta, Salamandrinae.

1. Salamandra maculosa.

Material: acht Exemplare: I. Larve mit Kiemen, Gesamtlänge ca. 30 mm, Schnauzenspitze—Kloake 17 mm, Vorderextremität, Längsschnittserie durch Oberarm, Unterarm und Hand. II. Larve mit Kiemen, Gesamtlänge ca. 50 mm, Schnauzenspitze—Kloake ca. 30 mm, rechte Hinterextremität, Querschnittserie bis Fußwurzel, Schnittdicke 20 μ. III. Junges Tier unmittelbar nach Metamorphose, im Laborat. gezüchtet, Gesamtlänge ca. 40 mm, Schnauzenspitze—Kloake 24 mm, rechte Vorderextremität, Querschnittserie, Schnittdicke 15 μ. IV. Gesamtlänge 60 mm, Schnauzenspitze—Kloake 38 mm, rechte Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Querschnittserie durch Unterschenkel und Fuß,

Schnittdicke 20 μ. V. Gesamtlänge 75 mm, Schnauzenspitze—Kloake 47 mm, rechte Hinterextremität, Querschnittserie etwa bis Mitte des Unterschenkels, dann Längsschnittserie, Schnittdicke 20—25 μ. VI. Gesamtlänge 86 mm, Schnauzenspitze — Kloake 55 mm, rechte Hinterextremität, Querschnittserie, Schnittdicke 25 μ. VII. Gesamtlänge 162 mm, Schnauzenspitze — Kloake 104 mm, linke Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel und Fuß, Schnittdicke 20—25 μ, linke Vorderextremität, Querschnittserie durch Humerus, Schnittdicke 20 μ. VIII. Gesamtlänge 170 mm, Schnauzenspitze — Kloake 106 mm, rechte Hinterextremität. Querschnittserie durch Oberschenkel und Anfang des Unterschenkels Schnittdicke 20—30 μ.

Die gewöhnliche Länge des Tieres wird von Leunis (1883) auf 140—180 mm, von Gadow (1901) auf 5—6 inches = 125—150 mm angegeben, soll aber auch über 200 mm erreichen können; nach Boulenger (1882) mißt das ♂ im ganzen 185 mm, das ♀ 229 mm, während die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake sich auf 102 resp. 127 mm beläuft. Exemplar VIII ist jedenfalls als voll erwachsenes Tier anzusehen.

Wir beschränken uns hier nicht auf das Studium der komplizierten Verhältnisse erwachsener Tiere, sondern gehen von einfacheren Zuständen aus, wie wir sie bei den leicht zu beschaffenden Larven und jungen Tieren antreffen.

In unserem jüngsten Stadium I hat der Humerus eine Gesamtlänge von etwa 2 mm. Er besteht aus einem Stab von hyalinem Knorpel, der in seinen mittleren Teilen durch eine dünne Kapsel von Knochensubstanz umhüllt wird. Diese dehnt sich auf eine Länge von 1,6 mm aus. Der Knorpelstab hat etwa in der Mitte des Skelettteiles seine geringste Dicke und weist hier einen Durchmesser von ca. 140 μ auf. Gegen die beiden Epiphysen zu schwillt er allmählich an. Die hyaline Knorpelgrundsubstanz umschließt innerhalb der Epiphysen zahlreiche kleine, rundliche Knorpelzellen, die keine bestimmte Anordnung besitzen. An der Grenze von Diaphyse und Epiphyse aber tritt eine Anordnung der Knorpelzellen in zur Längsachse des Skeletteiles queren, nach der Diaphysenmitte zu etwas konvexen Reihen hervor. Entsprechend den Enden der Knochenhülse liegen offenbar kleine Knorpelzellen besonders dicht zusammen und stellen eine ringförmige Zone intensiverer Zellvermehrung dar. Eine Ossifikationsgrube ist insofern vorhanden, als das Ende des Knochenzylinders mit seiner Innenfläche dem Knorpel dicht anliegt, während es außen von ziemlich derben Bindegewebsfasern bedeckt ist, die direkt aus der Knorpelgrundsubstanz der Epiphyse hervorgehen und große längliche Kerne umschließen, deren Herkunft aus Knorpelzellen nicht kenntlich war. Im Bereich des Diaphysenknorpels sind die Knorpelhöhlen sehr groß und dicht aneinander gelagert, so daß zwischen ihnen nur eine geringe Menge von Grundsubstanz besteht. Eine bestimmte Gruppierung derselben in Reihen ist nicht zu erkennen. Verkalkung der Grundsubstanz ist nicht nachweisbar, soll aber nicht ausgeschlossen werden, da nur mit Boraxkarmin gefärbt wurde. Die Schale aus Periostknochen ist überall nur sehr dünn. In der Gegend der Diaphysenmitte hat sie einen mittleren Durchmesser von 15—20 μ und verjüngt sich nach den Enden zu. An einer Stelle scheint die Knochendicke im mittleren Abschnitt der Diaphyse dicker gewesen und ein Stück durch ein Blutgefäß abgesprengt zu sein, das etwa der Längsrichtung

des Skeletteiles parallel verläuft. Eine faserige Struktur der Knochengrundsubstanz läßt sich nicht deutlich nachweisen. Nur ganz vereinzelt umschließt sie Zellen. Die Knochenhöhlen erscheinen als schmale, spindelförmige Räume mit kurzen, feinen, nicht verästelten Fortsätzen an ihren Enden. Sie umschließen einen langen, ovalen, fast stäbchenförmigen Kern, dessen Längsachse der des Skeletteiles parallel verläuft. Ganz dieselben Kerne liegen in großer Zahl der Außenseite der Knochengrundsubstanz in einfacher oder doppelter Schicht an. Ein Protoplasmaleib ist nicht sichtbar. Offenbar sind es Kerne der lockeren, zarten Bindegewebsschicht, welche, den Knochen überziehend, das Periost darstellt. Seine Dicke beläuft sich bis auf ca. 20 μ. Die Kerne gehen in die Knochensubstanz über, denn man sieht mehrfach an der Oberfläche des Knochens grubenartige Vertiefungen, in denen Kerne gelegen sind und die durch völligen Abschluß zu Knochenhöhlen zu werden scheinen. Die Befunde an Radius und Ulna stimmen in allen wesentlichen Zügen mit dem Humerus überein. Dasselbe gilt von Metacarpalien und Phalangen. In der Gegend der Mitte des Radius ist die Knochenschale auf eine kurze Strecke völlig unterbrochen. In der Lücke liegt ein Haufen von Kernen, deren Herkunft und Bedeutung nicht ersichtlich ist. Die Knochenbildung ist um so geringer, je weiter man in distaler Richtung vorschreitet. Dasselbe gilt von dem Ausbildungsgrad der Gelenke. An den letzten Phalangen scheint eine periostale Knochenschale noch durchweg zu fehlen. Die Carpalien bestehen völlig aus hyalinem Knorpel und zeigen noch keinerlei Anzeichen beginnender Ossifikation.

Querschnitte durch das ca. 4 mm lange Femur einer etwas älteren Larve II zeigen, daß hier noch ein knorpeliger Stab in kontinuierlicher Ausbildung die Achse des Skeletteiles bildet (vgl. Textfig. 110—113). Dieser Stab ist etwa in der Mitte seiner Länge am dünnsten und besitzt hier einen geringsten Durchmesser von 160—170 μ. Nach den Epiphysen zu schwillt er allmählich an. Hier liegen in der Grundsubstanz sehr zahlreiche, kleine, rundliche, nur gegen die freie Oberfläche hin abgeplattete Knorpelzellen ohne bestimmte Anordnung. Eine Proliferationszone ist ebensowenig wie eine Ossifikationsgrube auf den Querschnitten zu erkennen. Im Diaphysenknorpel sind die Zellhöhlen sehr groß und dicht gelagert, so daß zwischen ihnen nicht viel Grundsubstanz ausgebildet ist. Verkalkung scheint vorhanden zu sein, wird aber durch die Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield nicht recht deutlich. Der Achsenknorpel hat in der Gegend der Diaphysenmitte einen rundlichen Querschnitt. Dessen Form wird eine ovale und weiterhin birnförmige gegen das proximale Diaphysenende und zeigt, daß hier der Knorpelstab eine leistenförmige Verdickung trägt, die proximalwärts immer höher wird und schließlich in einen frei vorragenden Höcker ausläuft. Die Beschaffenheit des Knorpels ist hier dieselbe wie im Epiphysen- und Diaphysenteil des Achsenstabes. Der ganze mittlere Teil der knorpeligen Grundlage des Femur mit Einschluß der leistenförmigen Verdickung und der Basis des Höckers wird von einer periostalen Knochenschale umhüllt. Diese ist in der Gegend der Diaphysenmitte am stärksten und verdünnt sich allmählich nach den beiden Enden zu. Außerdem bildet sie eine starke leistenförmige Verdickung, welche die Leiste des Knorpelstabes weiter in distaler Richtung fortsetzt und erst jenseits der Dia-

physenmitte verschwindet. Abgesehen von dieser Knochenleiste beträgt der Durchmesser des Periostknochens in der Gegend der Diaphysenmitte 50 μ im Mittel. In der Gegend der Diaphysenenden bildet die Knochensubstanz einen dünnen, ganz kompakten Ring um den knorpeligen Kern, je mehr aber der Durchmesser der Knochenschale in den mittleren Teilen der Diaphyse sich vergrößert, um so reichlicher und umfangreicher treten im Innern des Knochens Hohlräume auf, die neben Bindegewebszellen feine Gefäßschlingen enthalten und durch kurze, weite Kanäle mit der Oberfläche in Verbindung stehen. Am weitesten ausgedehnt sind diese Hohlräume innerhalb der Knochenleiste. Diese wird in ihrer Längsachse von einem an Umfang wechselnden Kanal durchzogen, der mehrfache quere Verbindungen mit der Umgebung besitzt, so daß die Knochenleiste

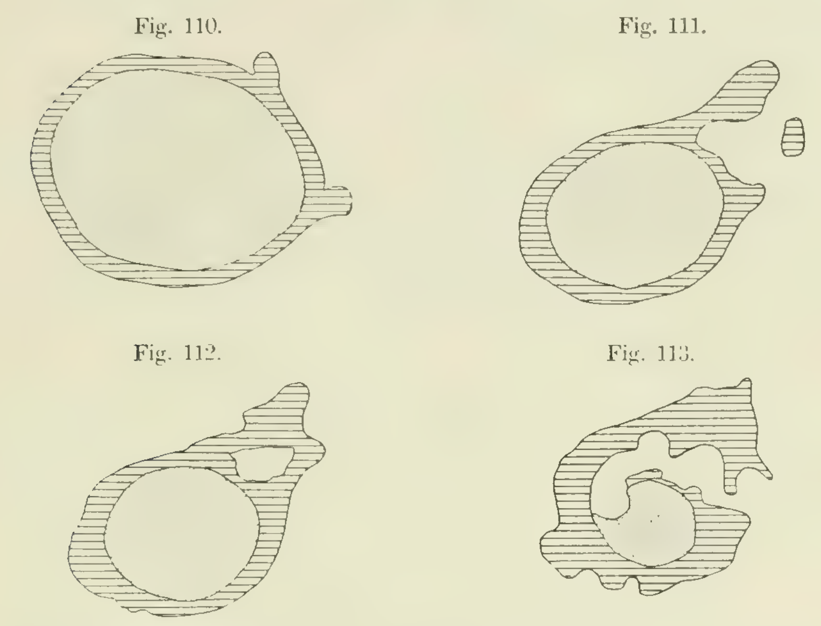


Fig. 110—113. Salamandra maculosa, Stad. II. Femur, Querschnitte aus einer Serie, Schemata. Vergr. 55 : 1.

auf Querschnitten aus mehreren anastomosierenden Knochenbälkchen aufgebaut zu sein scheint (Textfig. 111, 112). In der nächsten Umgebung der Diaphysenmitte finden sich solche kleinen, von wenigen Bindegewebszellen oder ganz feinen Gefäßen erfüllten Hohlräume auch außerhalb der Leiste in dem periostalen Knochenring, bisweilen nur in Gestalt von kleinen Grübchen an der Oberfläche. Bisweilen aber greifen diese Hohlräume tiefer und durchsetzen den ganzen Knochen bis zur Berührung mit dem Knorpelkern, der aber selbst nur in ganz geringem Umfang zerstört zu sein scheint (Textfig. 113). Durch diese noch sehr unansehnlichen Gefäßkanäle resp. ihre Mündungen an der Oberfläche ist die äußere Begrenzung des Periostknochens in den mittleren Teilen der Diaphyse und namentlich an der Knochenleiste eine recht unregelmäßige, mit Vorsprüngen und

Vertiefungen versehene. In der distalen Hälfte des Skeletteiles fielen kurze niedrige Knochenleisten auf, die sich wenig über das Niveau des im übrigen gleichmäßig dicken Knochenringes erheben. Nicht selten beobachteten wir mehrkernige Riesenzellen in den Grübchen und Hohlräumen. Innerhalb der Knochengrundsubstanz erkennt man namentlich an den Rändern und an der Knochenleiste, an der sich von verschiedenen Seiten her Sehnen befestigen, gröbere Faserzüge, die in verschiedenen Richtungen verlaufen, bald im Längs- oder Schrägschnitt, meist im Querschnitt sich darstellen. Die Knochenhöhlen sind sehr groß und oft stark verästelt, bald spindelförmig und parallel zur Knochenoberfläche abgeplattet, bald ganz unregelmäßig in der Form. Eine bestimmte Anordnung derselben ließ sich nicht erkennen. An manchen Stellen des Querschnittes liegen die Zellen in größeren Abständen voneinander ziemlich spärlich, an anderen aber sehr nahe in großer Zahl beisammen. Dies ist namentlich der Fall an der Kante der Knochenleiste, wo die Sehnenbündel in den Knochen einstrahlen. Das Periost stellt sich dar als eine verhältnismäßig ansehnliche, ca. 30 - 35 μ dicke und der Umgebung gegenüber ziemlich selbständige Schicht von ganz zartem Bindegewebe mit zahlreichen Zellen. Die meisten von diesen sind nur durch ihre Kerne zu erkennen. Aber vielfach zieht sich an der Oberfläche des Knochens eine einfache Reihe von großen Zellen mit deutlich sichtbarem protoplasmatischen Zelleib und rundlichen oder ovalen Kernen entlang. Die Zellen liegen nicht dicht aneinander, sondern sind durch kleine Zwischenräume voneinander getrennt. Ihre Form ist meist spindelförmig, öfters auch dicker und unregelmäßig. Ihr Aussehen erinnert sehr an Osteoblasten.

Die beiden Skeletteile des Unterschenkels, Tibia und Fibula, stehen proximal in innigem Zusammenhange durch ein gelockertes Knorpelgewebe. In den wesentlichen Eigentümlichkeiten ihres Baues stimmen sie mit dem Femur überein. Die Grundlage bildet ein kontinuierlicher Knorpelstab, der in der Gegend der Mitte des Skeletteiles den geringsten Durchmesser besitzt und von einer periostalen Knochenschale umhüllt ist. Letztere ist viel dünner als am Femur und zeigt nicht so deutlich den histologischen Charakter grobfaseriger Knochensubstanz, wohl aber zahlreiche große, mit ziemlich weiten Ausläufern versehene, unregelmäßige Zellen. In der Nähe der Diaphysenenden bildet der Periostknochen einen ziemlich gleichmäßigen Ring um den Knorpelkern. Im mittleren Diaphysenabschnitt aber von beiden Unterschenkelknochen ragt eine längsverlaufende Leiste vor, die namentlich in der proximalen Diaphysenhälfte stark ausgebildet ist, gegen die Diaphysenmitte abnimmt und in der distalen Diaphysenhälfte allmählich ausläuft (vgl. Textfig. 114–116). Die Knochenleiste ist stärker ausgeprägt an der Tibia als an der Fibula. Am proximalen Ende sehr lang und schmal, wird sie distalwärts kürzer, aber an der Basis viel breiter. Die Basis besteht dann nicht mehr durchweg aus Knochensubstanz, sondern umschließt einen kleinen unregelmäßigen Hohlraum, der ein Blutgefäß und etwas Bindegewebe enthält, sich einerseits bis an den zentralen Knorpel (an der Fibula bis in diesen hinein) ausdehnt, andererseits mit dem umgebenden Gewebe durch mehrere kleine Kanäle zusammenhängt. Riesenzellen waren hier nicht zu bemerken. Das Periost verhält sich ebenso wie

am Femur. Die osteoblastenartigen Elemente sind auch hier vorhanden, meist lang und spindelförmig.

Ganz aus hyalinem, unverkalktem Knorpel bestehen die Tarsalia, die nicht durch Gelenkhöhlen voneinander abgegrenzt sind, sondern durch gelockertes Knorpelgewebe kontinuierlich miteinander zusammenhängen.

Das Stadium III ist ein junges Tier nach eben vollendeter Metamorphose. An Körpergröße steht es etwas hinter dem Stadium II zurück, was nicht verwunderlich erscheint, da es im Laboratorium gezüchtet und offenbar mangelhaft ernährt ist. Die Länge seines Femur beträgt ebenfalls etwa 4 mm, von denen ca. 3 mm auf die von einer Knochenschale umhüllte Diaphyse entfallen. In den durchaus hyalinknorpeligen Epiphysen ist keine bestimmte Anordnung der kleinen, rundlichen Knorpelzellen zu erkennen, von einer Proliferationszone und Ossifikationsgrube auf den Querschnitten nichts zu bemerken. Die Uebereinstimmung mit den Befunden des vorigen

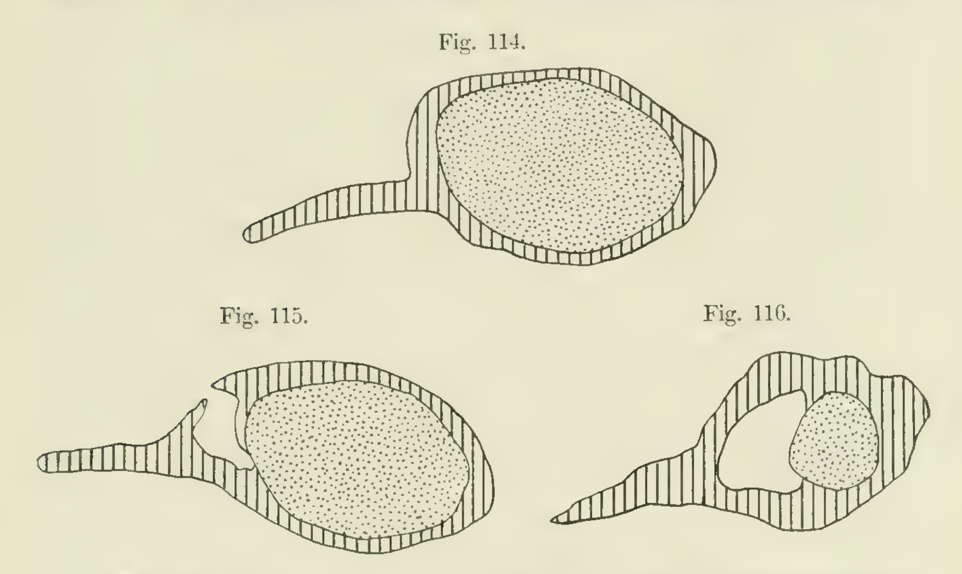


Fig. 114—116. Salamandra maculosa, Stadium II, Tibia, Querschnitt aus einer Serie, Schemata. Vergr. 55 : 1.

Stadiums ist eine große. Eine knorpelige Grundlage kommt dem größten Teil des Skelettstückes zu, sie fehlt aber fast völlig in wenigen Schnitten, die etwa der Mitte der Diaphyse entsprechen. Der großblasige, an Grundsubstanz arme Diaphysenknorpel ist hier ersetzt durch einen kleinen rundlichen Markraum, welcher nur noch teilweise von einem schmalen Knorpelstreifen umgeben wird. Ob der Diaphysenknorpel verkalkt ist, wird durch die Färbung nicht ersichtlich. Der geringste Durchmesser des Achsenknorpels resp. des Markraumes beträgt etwa 230—240 μ. Durch drei kurze Gefäßkanäle steht der Markraum mit der äußeren Umgebung in Verbindung. Seinen Inhalt bilden zartwandige Blutgefäße, begleitet von einem ganz feinen Bindegewebsgerüst mit einzelnen Kernen und mehreren sehr umfangreichen, mehrkernigen Riesenzellen. Letztere fanden sich

nicht in den Gefäßkanälen, die in radiärer Richtung annähernd quer den Periostknochen durchsetzen. Kleinere Gefäßkanäle kommen außerdem in der proximalen Hälfte des Femur vor; sie dringen in die Basis einer Knochenleiste ein, die in der Längsrichtung sich hinzieht und als die distale Fortsetzung einer ansehnlichen knorpeligen Apophyse erscheint. Letztere geht wie in jüngeren Stadien von dem knorpeligen Achsenstab aus und bildet, proximalwärts weit vorragend, mit diesem einen sehr spitzen Winkel. Ihr Durchmesser ist fast ebenso groß wie der des Knorpelstabes des Femur selbst. Auch diese Abzweigung des Femur erhält eine periostale Knochenumhüllung, die wie im Hauptteil des Femur in allen Radien desselben Querschnittes annähernd dieselbe Dicke besitzt, abgesehen von vereinzelten, ganz niedrigen leistenartigen Vorsprüngen. In den mittleren Teilen der Diaphyse, im Bereich der Knochenleiste und der Gefäßkanäle, aber ist die Knochenschale um den Knorpelkern in verschiedenen Radien recht ungleichmäßig entfaltet. Im Durchschnitt hat sie hier eine Dicke von 50 μ und nimmt gegen die Diaphysenenden allmählich ab. Ein kleiner Gefäßkanal mit mehreren Mündungen nach außen zieht sich in der distalen Hälfte des Femur auf eine kurze Strecke in der Längsrichtung des Skeletteiles entlang. Er dringt ziemlich tief in den periostalen Knochen ein, erreicht aber nicht den Achsenknorpel. — Die Substanz des Periostknochens läßt bei der hier angewandten Technik der Fixierung, Entkalkung und Färbung eine feinere Struktur nicht deutlich erkennen, erscheint ziemlich homogen und gleichmäßig gefärbt. Sie enthält bereits zahlreiche Knochenzellen, die in unregelmäßig gestalteten, stark verzweigten Knochenhöhlen liegen und einen ovalen oder rundlichen Kern besitzen. An der Oberfläche gegen das Periost zeigt der Knochen eine recht unregelmäßige Kontur. Er besitzt feine Vorsprünge und Furchen, in welche Zellen und grobe Fibrillenbündel des außen liegenden Bindegewebes eingelagert sind. Das Periost ist etwa 20 μ dick und besteht aus einem lockeren, größtenteils feinfaserigen Bindegewebe mit zahlreichen ovalen und rundlichen Kernen. Stellenweise ist eine Sonderung in zwei Schichten angedeutet, deren innerste sehr reich ist an Kernen und dicht gelagerten, derberen Fibrillenbündeln, während die äußere aus einem lockeren Flechtwerk zarter Bindegewebsfasern mit wenigen Zellen besteht. Nicht überall ist eine einfache Reihe von Kernen zu sehen, die an der Oberfläche des Knochens in geringen Abständen voneinander liegen. Sie entsprechen den osteoblastenartigen Elementen des vorigen Stadiums, nur sind die Zelleiber hier nicht zu erkennen.

An Tibia und Fibula besteht noch ein vollständiger axialer Knorpelstab. Verkalkungserscheinungen sind auch hier nicht deutlich sichtbar, aber darum nicht auszuschließen. Die Diaphyse wird umhüllt von einem dünnen Knochenmantel, der bereits einige Knochenhöhlen einschließt und von einer sehr kernreichen, dünnen Bindegewebsschicht umgeben ist. Ueber die feinere Struktur der Knochensubstanz läßt sich nichts feststellen. Im Gegensatz zum vorigen Stadium ist hier nur die Tibia mit einer starken Knochenleiste versehen, die proximalwärts in einen schlanken Fortsatz sich auszieht, während von der Oberfläche der Knochenschale der Fibula nur mehrere kleine, flache Leistchen sich erheben, die der Befestigung von Sehnen dienen. Die starke Knochenleiste der Tibia ist an ihrer

breiten Basis von mehrfachen kleinen Lücken durchsetzt, welche von außen her eindringen und Bindegewebe, vielleicht auch Gefäßästchen einschließen. Im übrigen ist die periostale Knochenumhüllung kompakt bis auf eine kleine Stelle in der Gegend der Diaphysenmitte. Hier ist an jedem Unterschenkelknochen ein schmaler Bindegewebszapfen mit Gefäßschlingen zu beobachten, der in die Knochensubstanz eindringt und diese zerstört bis ganz nahe an den Knorpel heran. In den dadurch entstehenden kleinen Gruben finden sich auch mehrkernige Riesenzellen. Die beiden Unterschenkelknochen stehen proximal miteinander kontinuierlich in Verbindung durch ein sehr zellreiches knorpelartiges Gewebe. Dasselbe ist auch in sehr großem Umfang der Fall bei den Elementen des Tarsus, zwischen welchen ein Blutgefäß in dorso-plantarer Richtung seinen Weg nimmt. Die Tarsalia bestehen noch durchweg aus hyalinem Knorpel. Metatarsalien und Phalangen zeigen, soweit in den vorliegenden Schnitten enthalten, bereits eine dünne Knochenumhüllung des Diaphysenabschnittes ihres knorpeligen Achsenstabes und bieten im übrigen einfachste Bauverhältnisse dar.

Das etwa 5,5 mm lange Femur des Stadiums IV zeigt insofern einen gewaltigen Fortschritt in der Entwicklung, als die knorpelige Grundlage nicht mehr in ihrer ganzen Länge erhalten geblieben, sondern im größten Teil des Diaphysenabschnittes durch einen Markraum ersetzt ist, an dessen von Periostknochen gebildeten Wandungen nur hier und da noch spärliche Reste von Knorpelgrund substanz nachweisbar sind. Der Markraum dehnt sich beiderseits bis ziemlich nahe an die Diaphysen-Epiphysengrenze aus, doch umschließt das Ende des periostalen Knochenrohres noch einen ganz ansehnlichen Knorpelkern, der sich kontinuierlich in die entsprechende Epiphyse fortsetzt. Letztere bestehen beide durchweg aus hyalinem Knorpel, in dem keine Anzeichen von Verkalkung wahrnehmbar sind. In der Grundsubstanz liegen ohne bestimmte Anordnung zahlreiche kleine runde Zellen. An der Diaphysengrenze wird eine Anordnung der Knorpelzellen in schwach bogenförmigen, gegen die Diaphyse zu konvexen Querreihen deutlich. Diese enden beiderseits in der Gegend des Randes des periostalen Knochenrohres mit einer dichteren Anhäufung kleiner Knorpelzellen, die anscheinend einen Proliferationspunkt darstellt. Innerhalb der trichterförmig erweiterten Enden des Knochenrohres der Diaphyse nimmt der Knorpel einen großblasigen Charakter an. Die großen Knorpelhöhlen sind in Längsreihen angeordnet, und zwischen ihnen findet sich nur wenig, möglicherweise verkalkte Grundsubstanz. Zarte Knorpelbälkchen ragen in die Enden des Markraumes in sehr unregelmäßiger Gestalt ein. Deren Grundsubstanz zeichnet sich durch eine recht intensive Rotfärbung aus. In der Gegend der Diaphysenmitte hat der Markraum seinen geringsten Durchmesser im Betrage von 230—240 μ. Eine starke seitliche Abzweigung des Hauptmarkraumes dehnt sich in die sehr ansehnliche Femurapophyse aus, die wir von früheren Stadien her bereits kennen, und ersetzt einen sehr wesentlichen Teil von deren knorpeliger Grundlage. Der Inhalt des Markraumes besteht aus einem lockeren Bindegewebe in Begleitung zahlreicher Blutgefäße und als Träger ganz vereinzelter Rundzellen, deren dunkle, runde Kerne stark hervortreten. Gelegentlich war auch eine vielkernige Riesenzelle sichtbar. Die Verbindung des Markraumes mit der Umgebung vermitteln drei

recht weite Gefäßkanäle, von denen einer in der Gegend der Diaphysenmitte ziemlich quer verläuft, während die beiden anderen an der Oberfläche der distalen Diaphysenhälfte ausmünden und in schräger Richtung gegen die Diaphysenmitte zu die periostale Knochenschale durchsetzen. Ueber das Verhalten der Gefäßkanäle an der Basis der Apophyse resp. Knochenleiste geben die Längsschnitte keine genügende Auskunft. Der Periostknochen hat in der Gegend der Diaphysenmitte eine größte Dicke von ca. 75 μ. Die Grundsubstanz zeigt auf den Längsschnitten einzelne longitudinale, undeutliche Linien und keine ausgeprägte faserige Struktur. Das Verhalten der Zellen ist ähnlich wie in den bereits geschilderten Stadien. Die Zellfortsätze sind wenig deutlich. Die Längsachse ovaler Zellen und Kerne entspricht der Längsachse des Skeletteiles. Nicht selten umschließt eine Knochenhöhle auch zwei Kerne. Die Abgrenzung des Knochens nach außen ist keine glatte, sondern eine sehr unregelmäßige. Knochensubstanz und periostales Bindegewebe greifen vielfach ineinander ein. Das Periost bildet eine unbedeutende, im Mittel etwa 10 μ dicke, nach außen meist nicht scharf abgrenzbare Schicht von zartem Bindegewebe mit zahlreichen ovalen Kernen. Eine Ossifikationsgrube war in der Peripherie der Diaphysen-Epiphysengrenze nicht zu erkennen.

Die proximale Epiphyse der Tibia hängt mit dem Femur und ebenso mit der Fibula durch faserknorpeliges Gewebe kontinuierlich zusammen. Der Bau beider Unterschenkelknochen stimmt in den wichtigsten Eigentümlichkeiten mit dem des Femur überein. In den mittleren Teilen der Diaphyse findet sich ein ziemlich großer und weiter Markraum, der sich nach beiden Seiten bis nahe an die Diaphysen-Epiphysengrenze ausdehnt und den größten Teil des Achsenknorpels verdrängt. Es lassen sich aber feine Streifen von dunkelblau gefärbtem (verkalktem) Knorpel durch den ganzen Skeletteil als teilweise Begrenzung des Markraumes verfolgen. Hier und dort war der Knorpelstreif nach innen gegen den Markraum zu noch von einem feinen roten Strich, offenbar der ersten Andeutung einer feinfaserigen Knochenauskleidung, begrenzt. In dem die Blutgefäße begleitenden Bindegewebe, das den Markraum ausfüllt, finden sich spärliche Zellen, dunkle, runde Lymphocytenkerne und verschiedene, auch mehrkernige Formen von Markzellen, ganz vereinzelt auch eine Fettzelle. Die dünnste Stelle des Tibiamarkraumes scheint etwas distal von der Mitte zu liegen. In dieser Gegend beobachteten wir fünf recht weite, kurze, im ganzen transversal verlaufende Gefäßkanäle. Nur zwei relativ sehr weite, kurze und transversale Gefäßkanäle bestehen in der Gegend der Diaphysenmitte der Fibula, die annähernd mit der engsten Stelle des Markraumes zusammenfällt. Die früher erwähnte starke Knochenleiste der Tibia ist auch hier sehr ausgeprägt und durchweg kompakt aus periostalem, nicht deutlich grobfaserigem Knochen aufgebaut. Das Aussehen des Periostes ist ebenso wie am Femur.

Am Tarsus sind noch keine Anzeichen bevorstehender Verknöcherung aufzufinden. Die Elemente werden noch gänzlich von unverkalktem, hyalinem Knorpel gebildet. In den Metatarsalia ist der knorpelige Achsenstab noch völlig erhalten. Seinen mittleren Teil umschließt eine dünne Schale von Periostknochen. Gefäßkanäle und Markraum fehlen.

Im folgenden Stadium V haben die Dimensionen des Femur etwas zugenommen. Seine Länge beträgt hier etwa 6 mm. Der Aufbau selbst ist nur insofern wesentlich geändert, als eine feinfaserige Knochenauskleidung des großen Markraumes nunmehr sehr deutlich hervortritt. Der Hauptmarkraum dehnt sich nach beiden Seiten bis nahe an die Diaphysen-Epiphysengrenze aus und gibt einen starken Seitenast ab, der die auf knorpeliger Grundlage entstandene, teilweise leistenartige Femurapophyse auf eine lange Strecke durchzieht. Das frei vorragende Ende derselben besteht aber durchweg aus hyalinem Knorpel und ähnelt einer Epiphyse. Im größten Teil der Apophyse und ebenso der Femurdiaphyse selbst ist der Knorpel fast ganz zugrunde gegangen. Es scheint indessen, als ob Spuren verkalkter Knorpelgrundsubstanz an der Innenfläche des periostalen Knochenzylinders durch den ganzen Skeletteil sich hindurch verfolgen ließen. Eine sichere Entscheidung ist der unvollkommenen Färbung wegen nicht möglich. Der Markraum der Apophyse besitzt nahe seinem proximalen Ende nochmals eine mäßig enge Kommunikation mit dem Hauptmarkraum der Diaphyse und steht hier außerdem mit der Umgebung in Verbindung durch zwei schräg von proximal nach distal den Periostknochen der Apophyse durchsetzende Gefäßkanäle. Der Hauptmarkraum endet gegen die Epiphysen zu mit mehreren spitzen Ausläufern, die in den Knorpel eindringen. Diese erreichen aber die Diaphysen-Epiphysengrenze nicht (wenigstens distal, proximal ist die Serie nicht vollständig). Es wird also von dem trichterförmig erweiterten Ende des periostalen Knochenrohres noch ein ansehnlicher Knorpelkern umfaßt, der ein großblasiges Aussehen darbietet, indem die stark vergrößerten Knorpelhöhlen nur wenig Grundsubstanz zwischen sich übrig lassen. Der hyaline, anscheinend unverkalkte Epiphysenknorpel umschließt zahlreiche kleine, vorwiegend rundliche Zellen ohne bestimmte Anordnung. Die an den Markraum angrenzenden Knorpelteile zeigen, soweit Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield angewandt wurde, entweder eine gleichmäßige, dunkle Blaufärbung, die auf Verkalkung hinweist, oder schmale, rote Zellhöfe in dunkelblau gefärbter Grundsubstanz, ein Bild, das wir früher als Knorpelsklerose bezeichneten. Diese roten Zellhöfe sind nicht immer deutlich zu unterscheiden von einer roten Substanzschicht, die in dem mittleren Abschnitt der Diaphyse einen kleinen Teil der Markraumwand überkleidet und auf den Querschnitten immer nur über einen kleinen Teil der Markraumzirkumferenz sich ausdehnt. Offenbar handelt es sich um feinfaserige Knochensubstanz, die entweder nur ungleichmäßig abgelagert oder streckenweise resorbiert wurde. Letztere Vermutung wird durch das Aussehen der entsprechenden Ränder des Periostknochens und das gleichzeitige Fehlen des verkalkten Knorpelstreifens unterstützt. Die feinfaserige Knochenschicht erreicht eine Dicke bis zu etwa 15 μ. An ihrer inneren Oberfläche liegen in wechselnden Abständen einzelne ovale Kerne. Die Hartsubstanz selbst umschließt nur ganz vereinzelte, schlanke, ovale Kerne in schmalen, spindelförmigen Hohlräumen, die entsprechend der Knochenoberfläche abgeplattet oder leicht gebogen erscheinen. Im Inneren des Markraumes finden sich Blutgefäße, begleitet von einem lockeren, feinfaserigen Bindegewebe, das nicht sehr zahlreiche, aber recht mannigfaltige Zellen resp. Kerne enthält, namentlich dunkle, runde Lymphocytenkerne, durchlochte Fettzellenkerne und verschiedene Formen von Mark-

zellen neben mehrkernigen Riesenzellen. Der Markraum hat einen geringsten Durchmesser von 220 μ an einer Stelle, wo nur ganz wenig Markknochen vorhanden ist, so daß dieses Maß gleichzeitig den geringsten Durchmesser der Lichtung des periostalen Knochenrohres ausdrückt. Nach außen von der Markraumlichtung folgt ein, wie bereits gesagt, meist sehr unvollständiger Ring von feinfaseriger Knochensubstanz und ein ebenso unvollständiger Streif von dunkelblau gefärbtem, verkalktem Knorpel und endlich eine ringförmige Zone von Periostknochen, deren größte mittlere Dicke, abgesehen von dem durch Leisten und Rinnen hervorgerufenen Relief, sich auf etwa 75 μ beläuft. Diese Stelle des geringsten Durchmessers des Markraumes und der größten Knochendicke liegt offenbar proximal von der Mitte des Skeletteiles. Ganz nahe dieser Stelle, wenig proximal davon, durchsetzt ein ansehnlicher Gefäßkanal in nahezu querer Richtung die Knochenwand. Ein zweiter Gefäßkanal mündet viel weiter distal und hat einen ziemlich langen Verlauf schräg gegen die Diaphysenmitte zu. Die Grundsubstanz des Periostknochens läßt vielfach nur eine feine faserige Struktur erkennen, stellenweise treten aber auch gröbere Faserzüge hervor. Eine konzentrische Schichtung ist nur ganz schwach angedeutet. Die Knochenhöhlen zeigen keine bestimmte Anordnung. Sie sind sehr groß, mit zahlreichen dünnen Ausläufern versehen, die sich weit in die Grundsubstanz hinein verfolgen lassen. Die äußere Begrenzung des Periostknochens besitzt einen unregelmäßigen, mit geringen Vertiefungen und Vorsprüngen versehenen Rand, infolge der An- und Einlagerung feinerer und gröberer Bindegewebsbündel und Zellen aus dem Periost. Letzteres wird dargestellt durch eine meist nur ganz dünne Lage von lockerem, zartem Bindegewebe mit zahlreichen ovalen Kernen. Eine größere Dicke besitzt das Periost nur an der Oberfläche der Apophysenleiste. An der distalen Diaphysengrenze war eine Ossifikationsgrube recht deutlich sichtbar, insofern der frei auslaufende Rand des periostalen Knochenrohres an den Epiphysenknorpel sich anlagert und außen von einer Bindegewebsschicht bedeckt wird, die aus dem Epiphysenknorpel selbst kontinuierlich sich fortsetzt.

Tibia und Fibula desselben Tieres besitzen durchweg knorpelige, nicht deutlich verkalkte Epiphysen. Die Diaphyse wird von einer periostalen Knochenschale umhüllt, die nirgends eine beträchtliche Dicke besitzt. Im mittleren Teil der Diaphyse besteht ein Markraum von mäßigem Umfang, während an den Enden ein Knorpelkern von dem Knochenzylinder umschlossen wird. Auch hier läßt die Färbung nicht deutlich eine Verkalkung erkennen. Ob Spuren von Knorpel als Wand des Markraumes sich durch den ganzen Skeletteil hindurchziehen, ließ sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Es schien vielmehr der Knorpel im mittleren Abschnitt der Diaphyse gänzlich zu fehlen. Der Markrauminhalt erweist sich reich an Fettgewebe und enthält auch einzelne Riesenzellen. Er steht mit dem umgebenden Gewebe in Zusammenhang durch einen (Tibia) oder zwei (Fibula) Gefäßkanäle. Letztere sind mäßig weit und verlaufen annähernd quer. Ihre Lage entspricht etwa der Mitte der Diaphyse oder findet sich etwas distal von dieser. Knorpelsklerose war in diesen beiden Skelettstücken nicht nachweisbar, auch fehlte jede Spur von Markknochen. Das Periost ist an den Diaphysenenden ziemlich dick, im mittleren Abschnitt ganz dünn und zart. Am distalen Ende der Tibia war sehr

deutlich zu sehen, wie der Rand des periostalen Knochenrohres in eine Ossifikationsgrube der knorpeligen Epiphyse sich einbettet und außen von einer derben Bindegewebsschicht überlagert wird, deren Fasern aus dem Knorpel heraustreten.

Die Elemente des Tarsus werden sämtlich von hyalinem, anscheinend unverkalktem Knorpel aufgebaut. Zwischen ihnen sind vielfach noch keine gesonderten Gelenke vorhanden, sondern es bestehen faserknorpelige, kontinuierliche Verbindungen. Dasselbe finden wir auch noch weiter distalwärts zwischen Metatarsalien und Phalangen. Metatarsale, Grund- und Endphalanx des ersten Strahles zeigen den einfachsten Aufbau, eine kontinuierliche Achse von Knorpel, der nur auf eine kurze Strecke leicht verkalkt zu sein scheint und eine teilweise Umhüllung oder, an der Endphalanx, eine Art Kappe von grobfaserigem Periostknochen besitzt. Ebenso verhält sich das Metatarsale III und die Endphalanx II, während die übrigen Bestandteile des zweiten Strahles, Metatarsale, Grund- und Mittelphalanx, in der Gegend der Diaphysenmitte einen kleinen Markraum aufweisen, der durch einen kurzen, queren Kanal sich nach außen öffnet und neben Blutgefäßen nur wenig lockeres Bindegewebe einschließt. Die knorpelige Grundlage des Skeletteiles fehlt an dieser Stelle gänzlich oder bis auf ganz geringe Reste.

Im Stadium VI ist die Länge des Femur auf etwa 7 mm angewachsen. Die Befunde sind in den meisten wesentlichen Zügen dieselben wie im vorhergehenden Stadium. Der periostale Knochenmantel der Diaphyse umschließt einen großen Markraum und an den Enden gegen die Epiphysen zu noch einen Kern von großblasig aussehendem Knorpel, in welchen das Markraumende mit mehreren kleinen, spitzen Ausläufern eindringt, ohne aber die Epiphysen-Diaphysengrenze zu erreichen. Der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes beträgt 260 μ, und zwar an einer Stelle, die dem proximalen Ende des Femur offenbar viel näher liegt als dem distalen. Der Periostknochen hat hier eine mittlere Dicke von etwa 70—75 μ, und der Markraum wird noch ausgekleidet von einer feinfaserigen, den ganzen Kontur umziehenden Knochenschicht, die ungefähr 20—25 μ dick ist. Zwischen grobfaserigem und feinfaserigem Knochen findet sich noch ein schmaler, dunkelblauer Streif von verkalktem Knorpel. Verfolgt man von hier aus die Serie in proximaler Richtung, so sieht man, daß der Markraum sich erweitert und einen ansehnlichen Seitenast zur Apophyse entsendet. Ob hier am Apophysenende Gefäßkanäle eine Verbindung mit der Umgebung herstellen, war bei der Unvollständigkeit des proximalen Diaphysenendes nicht zu ermitteln. Entsprechend der Zunahme der Markraumlichtung nimmt die Dicke des Periostknochens und ebenso des feinfaserigen Knochens ab. Letzterer stellt bald nur eine teilweise Auskleidung des Markraumes dar, die sich auch in die Apophyse hinein fortsetzt, aber vielfach unterbrochen ist und endlich ganz verschwindet, um durch sklerotische Erscheinungen der angrenzenden Knorpelränder ersetzt zu werden. Auch die Knorpelschicht fehlt stellenweise, nimmt aber im ganzen gegen die Epiphyse hin immer mehr zu. Offenbar sind vom Innern des Markraumes her Osteoklasten tätig. Vielfach sind auch mehrkernige Riesenzellen im Innern des Markraumes wahrzunehmen, namentlich auch in dessen Ausläufern in den Knorpel hinein. Im übrigen ist die Zusammensetzung des stark geschrumpften

Markrauminhaltes dieselbe wie im vorigen Stadium. Fettzellen waren nicht deutlich zu erkennen. Wir verfolgen nun weiter die Serie von der engsten Stelle des Markraumes in distaler Richtung und sehen auch hier mit der Zunahme der Markraumlichtung eine Abnahme der Wanddicke verbunden. Diese betrifft sowohl den Periostknochen wie den feinfaserigen Knochenbelag und den zwischen beiden befindlichen Knorpel. Letztere beiden Bestandteile sind schon nach wenigen Schnitten distal von der erwähnten Stelle völlig verschwunden, und es bleibt nur der Periostknochen übrig, dessen Innenfläche nicht glatt, sondern vielfach unregelmäßig und buchtig aussieht. Hier und da sieht man auch nahe dem Knochen große, mehrkernige Riesenzellen — Osteoklasten — liegen, auf deren Tätigkeit das beschriebene Bild sowie das gänzliche Verschwinden des Knorpels und feinfaserigen Knochenbelages zurückgeführt werden muß. Erst eine ganz beträchtliche Strecke weiter distalwärts erscheinen wieder Bruchstücke feinfaseriger Knochenplättchen in der Auskleidung des Markraumes. Ein kontinuierlicher feinfaseriger Knochenbelag kommt in der distalen Hälfte nicht mehr zur Ausbildung, sondern der feinfaserige Knochen verschwindet bald ganz, und an seine Stelle tritt in zunehmender Dicke verkalkter resp. sklerosierter Knorpel, der schließlich am Diaphysenende die ganze Lichtung des dünnen periostalen Knochenringes ausfüllt und in den unverkalkten Knorpel der Epiphyse sich fortsetzt. In dem letzteren war in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze eine Andeutung einer Proliferationszone zu sehen, entsprechend dem Rand des periostalen Knochenzylinders. Der sehr ausgedehnte Markraum der Diaphyse steht nur durch einen einzigen, mäßig weiten Gefäßkanal in Zusammenhang mit der Umgebung. Dieser Kanal durchsetzt in ziemlich steiler, schräger Richtung den Periostknochen etwa in der Mitte des Skeletteiles, also etwas distal von der oben erwähnten engsten Stelle des Markraumes. Seine äußere Mündung liegt distal von der inneren. An dem Periostknochen ist die grobfaserige Beschaffenheit nicht sehr deutlich. Er zeigt auf den Querschnitten eine zur Oberfläche konzentrische, nicht sehr scharfe Zeichnung dunklerer Linien in wechselnden Abständen. Seine Zellen sind groß, vielgestaltig, zum Teil mit weitausgedehnten Fortsätzen versehen und ganz unregelmäßig gelagert. Stellenweise schien eine innerste Schicht des Periostknochens selbständig abgrenzbar. Sie umschließt ebenfalls Zellen und ist etwa 12—15 μ dick. Das Periost wird in den mittleren Partieen des Skeletteiles durch eine dünne Schicht von lockerem, kernreichen Bindegewebe dargestellt. An den Enden der Diaphyse erscheint die Beinhaut dicker und dichter. Sie setzt sich kontinuierlich in die Grundsubstanz des Epiphysenknorpels fort und überlagert von außen das in eine sogenannte Ossifikationsgrube eingebettete Ende des periostalen Knochenrohres.

Sehr beträchtlich sind die Veränderungen, welche wir aus den Längs- und Querschnitten des Femur der Stadien VII und VIII kennen lernen. Beide Femora sind etwa 15 mm lang und stimmen in den Hauptbefunden so weit überein, daß wir sie gemeinsam schildern können. Die Epiphysen bestehen wesentlich aus Knorpel. An dessen Oberfläche liegen die Zellen dicht, sind klein und vielfach abgeplattet. Nach der Tiefe zu werden die rundlichen Zellen durch größere Mengen von Intercellularsubstanz voneinander geschieden und sind regellos verteilt. Ganz in der Tiefe des Epiphysenknorpels aber,

gegen die Diaphyse zu, werden die Knorpelhöhlen sehr groß, die Grundsubstanz zwischen ihnen nimmt ab, und es tritt eine Anordnung der Knorpelelemente in Längsreihen hervor. Gelegentlich finden sich

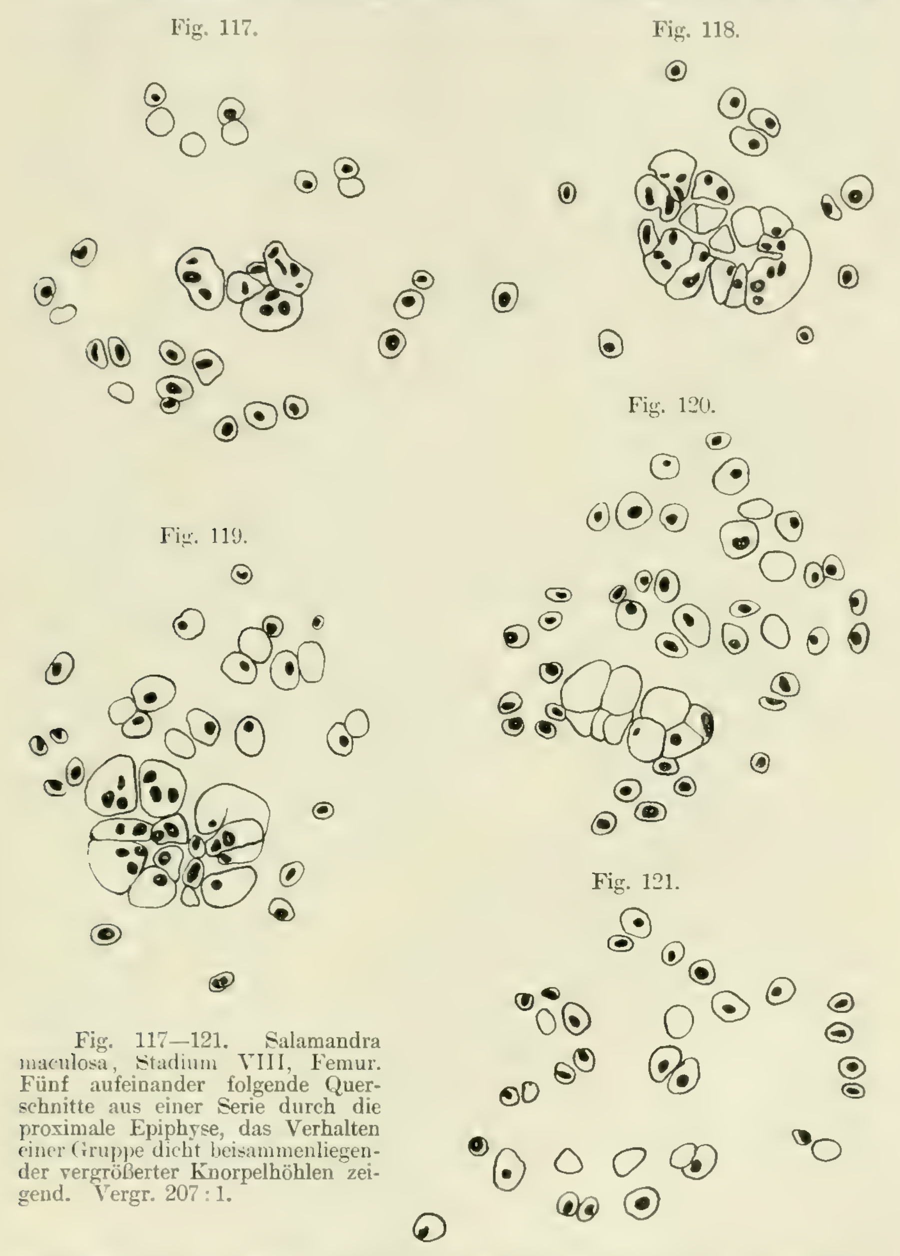


Fig. 117—121. Salamandra maculosa, Stadium VIII, Femur. Fünf aufeinander folgende Querschnitte aus einer Serie durch die proximale Epiphyse, das Verhalten einer Gruppe dicht beisammenliegender vergrößerter Knorpelhöhlen zeigend. Vergr. 207 : 1.

auch rundliche Gruppen stark vergrößerter und dicht zusammenliegender Knorpelhöhlen, die mehrere Zellkerne enthalten (vgl. die Textfigg. 117—121, die fünf aufeinander folgende Serienschnitte durch eine solche Gruppe von Knorpelhöhlen darstellen). Die Grund-

substanz zeigt in den tieferen Teilen der Epiphysen eine etwas dunklere Blaufärbung mit Hämalaun, ist also anscheinend leicht verkalkt. Von der gewölbten Oberfläche des proximalen Epiphysenknorpels geht ein sehr derbes, breites, sehnenartiges Band aus. Die ganze Diaphyse wird von einem großen Markraum durchzogen, der, in den mittleren Teilen einheitlich, gegen die Diaphysenenden zu von zarten Bälkchen aus Knochen oder Knorpel resp. von Knochen überzogenen Knorpelblättchen durchsetzt wird und mit einer größeren Zahl von feinen Ausläufern in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze endet. Diese Ausläufer dringen keineswegs in nennenswerter Weise in den Epiphysenknorpel ein. Der Durchmesser des Markraumes wechselt innerhalb beträchtlicher Grenzen. Seine geringste Länge beträgt im Stadium VIII nur ca. 90 μ, im Stadium VII noch etwa 150 μ (vgl. Textfig. 122). Die Stelle des geringsten Markraumumfanges liegt offenbar proximal von der Mitte des Skeletteiles. Von hier aus nimmt die Lichtung des Markraumes nach beiden Diaphysenenden hin ganz beträchtlich zu. Eine Abzweigung des Hauptmarkraumes erstreckt sich in der Achse der bereits aus früheren Stadien bekannten Apophyse, die mit ihrem knorpeligen Ende wie ein verkleinertes Abbild einer Femurhälfte sich ausnimmt. Im Innern des Markraumes finden sich zahlreiche Blutgefäße, begleitet von einem zarten Bindegewebsgerüst, das in großen Mengen umfangreiche, blasige Fettzellen einschließt. Die Wand des Markraumes, also den eigentlichen Diaphysenabschnitt des Skeletteiles, bilden Schichten von Knorpel, von feinfaserigem Mark- und grobfaserigem Periostknochen in verschiedener Kombination. Knorpel ist namentlich an den Diaphysenenden entwickelt. Er setzt sich von den Epiphysen her in den mittleren Abschnitt des Skeletteiles fort, besitzt, wie in den tieferen Regionen der Epiphysen, ein sehr großblasiges Aussehen und zeigt eine immer weiter sich verbreitende, tief dunkelblaue Färbung seiner relativ spärlichen Intercellularsubstanz als Ausdruck von Verkalkung. In diesen verkalkten Knorpel ragen an der Diaphysen-Epiphysengrenze die Ausläufer des Markraumes ein. Gegen die Diaphysenmitte zu nimmt der Knorpel immer mehr ab, je mehr der Querschnitt des Skeletteiles sich verkleinert. Er bildet einen an Breite immer mehr sich vermindernden Ring um den zentralen Markraum, aber bald von dessen Lichtung getrennt durch eine Schicht von Markknochen. In der Umgebung der dünnsten Stelle des Markraumes ist der Knorpel auf eine ziemlich kurze Strecke gänzlich geschwunden. Dort, wo an den Enden der Diaphyse feine Gefäßschlingen mit etwas Bindegewebe vom zentralen Markraum her in den verkalkten Knorpel einwuchern, sieht man vielfach rötlich gefärbte Höfe um die Knorpel-

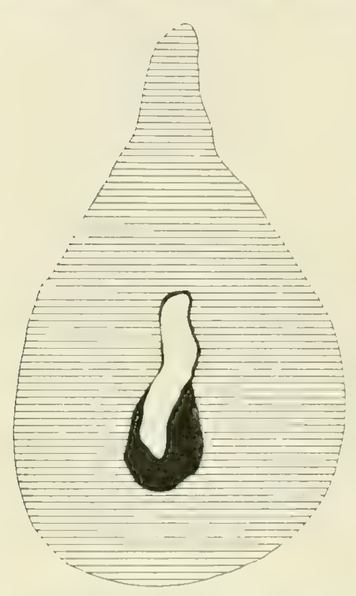


Fig. 122. Salamandra maculosa, Femur. Querschnitt, Gegend des geringsten Markraumdurchmessers, Schema. Vergr. 44,4 : 1.

höhlen, die zu größeren Bezirken zusammenschmelzen und den Eintritt von Knorpelsklerose erkennen lassen. Der größte Teil des Markraumes, abgesehen von seinen äußersten Enden, besitzt eine Auskleidung von feinfaserigem, meist deutlich lamellärem Markknochen. Die Dicke dieser Markknochenschicht ist im ganzen am bedeutendsten in den mittleren Teilen der Diaphyse und wird gegen die Markraumenden immer geringer, bis der Knochenbelag endlich ganz verschwindet. In der Gegend der engsten Stelle des Markraumes hat der feinfaserige Knochen eine mittlere Dicke von etwa 80—90 μ beim Stadium VIII. Im Stadium VII ist sie wesentlich geringer und beläuft sich auf etwa 50—60 μ. Die Dicke des Markknochens ist nicht in allen Radien des Querschnittes dieselbe, was nicht allein auf die nicht ganz exakt quere Schnittführung zurückzuführen ist. Feinfaseriger Markknochen überkleidet auch die in das Lumen des Markraumes hier und dort vorspringenden Knorpelblättchen oder bildet allein den Markraum durchsetzende Bälkchen, in deren Achse kein blauer Knorpelstreif mehr sichtbar ist. Meist schließt sich nach außen an den Markknochen der verkalkte Knorpel an. Dieser fehlt in der Gegend des mittleren Diaphysenabschnittes auf eine bestimmte Strecke gänzlich oder kann auch an den Endabschnitten der Diaphyse auf eine kürzere oder längere Strecke unterbrochen sein. Dann schiebt sich der Markknochen weiter nach außen vor und kommt in Berührung mit dem die Diaphyse umhüllenden Periostknochen. Auch dieser zeigt stellenweise kleine Lücken in der Gegend der Diaphysenenden, und dann tritt der Markknochen scheinbar selbst an die Oberfläche des Skeletteiles heran und steht in direkter Berührung mit dem Periost. Es ist allerdings nicht auszuschließen, daß ihn doch noch eine ganz dünne Lage von sklerosiertem Knorpel davon trennt. Die periostale Knochenschale bildet im ganzen den Hauptteil der Diaphyse. Sie ist am dicksten in der Gegend des geringsten Markraumdurchschnittes und nimmt von da nach beiden Diaphysenenden zu ab. Ihre größte mittlere Dicke beträgt ca. 300 μ beim Stadium VIII und nur etwa 250 μ beim Stadium VII. Eine genaue Bestimmung ist nicht möglich, da der Querschnitt des Knochens keineswegs kreisförmig und der Markraum mit seiner feinfaserigen Knochenauskleidung exzentrisch gelegen ist. Der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes beträgt, wie sich aus den früher angegebenen Zahlen über Durchmesser der Markraumenge und Dicke des Markknochens ergibt, in beiden Stadien etwa 250 μ. Die grobfaserige Beschaffenheit des Periostknochens ist stellenweise sehr deutlich, auch an Stellen, die keine nähere Beziehung zu Sehnenimplantationen erkennen lassen. Namentlich nach Konservierung in Alkohol und Entkalkung nach v. Ebner zeigen die Faserbündel in den Querschnitten vielfach recht beträchtliche Durchmesser. In dickeren Schichten von Periostknochen treten auch schwache, zur Oberfläche konzentrische Streifen in größeren Abständen voneinander hervor. Die Zellen sind nicht gut erhalten. Die Knochenhöhlen sind unregelmäßig, polygonal geformt, mit mehrfachen feinen Fortsätzen versehen. Anscheinend entspricht ihre Längsachse derjenigen des Skeletteiles. Im übrigen läßt sich irgendwelche Regelmäßigkeit der Anordnung und Lagerung nicht konstatieren. Zwischen dem äußeren Mantel von grobfaseriger und dem inneren Belag von feinfaseriger Knochensubstanz besteht auch dann, wenn kein Knorpel sie von-

einander trennt, meist eine deutliche Grenze. Mehrfach setzen Gefäßkanäle den Markrauminhalt mit der äußeren Umgebung des Skeletteiles in Verbindung. Ein solcher Kanal von mäßiger Weite hat seine innere Mündung in der Nähe der engsten Stelle des Markraumes und durchsetzt, von da aus etwas schräg distalwärts verlaufend, die Knochenschale. Seine Außenmündung scheint auch noch etwas proximal von der Mitte des Skeletteiles zu liegen. Andere Gefäßkanäle liegen mehr in der Gegend des proximalen und distalen Diaphysenendes. Sie scheinen nirgends sehr beträchtlichen Durchmesser zu haben und etwas schräg gegen die Diaphysenmitte zu verlaufen. Genaue Angaben lassen sich über ihre Zahl und Anordnung nicht machen, weil die Objekte sich sehr schlecht schneiden lassen und die Schnitte aus diesen Gegenden mancherlei Zerreißungen und Faltungen aufweisen. Auch in die Apophyse dringt, schräg distalwärts verlaufend, ein Gefäßkanal von mäßiger Weite ein. Das Periost wird über den größten Teil des Skelettstückes von einer ganz dünnen, lockeren, an ovalen Kernen reichen Bindegewebsschicht gebildet. Dick und derb stellt sich dasselbe aber dar an den Enden des periostalen Knochenrohres, die in eine sog. Ossifikationsgrube am Rand des Diaphysen-Epiphysenknorpels eingreifen. Nach innen von dieser Stelle finden sich dichte Haufen kleiner Knorpelzellen, wohl eine Proliferationszone, während außen derbe, parallelfaserige Bindegewebsbündel des Periostes in die Grundsubstanz des Epiphysenknorpels übergehen.

Die sechs untersuchten Tarsalia des Stadiums VII unterscheiden sich trotz beträchtlicher Größenunterschiede nicht sehr erheblich in ihrem Aufbau. Alle zeigen an ihren Seitenrändern, oder jedenfalls an deren größtem Teil, eine oberflächliche Schicht von hyalinem Knorpel, darunter folgt dann in wechselnder, aber nie bedeutender Dicke eine Lage von verkalktem Knorpel mit dunkelblau gefärbter Grundsubstanz und endlich im Innern ein entsprechend der Größe des Skelettstückes umfangreicher Markraum, dessen Grenzen gegen den Knorpel unregelmäßig und buchtig verlaufen, indem hier und dort kleine Seitenäste des Markraumes in den Knorpel eindringen. Ist der Markraum sehr groß und seine seitlichen Ausläufer entsprechend länger, so erscheint nur sein zentraler Teil einheitlich, während die Peripherie durch unregelmäßig vorspringende Knorpelbalken und Lamellen in Unterabteilungen mehr oder weniger vollständig zerlegt wird. Den Markrauminhalt bildet auch hier hauptsächlich aus sehr großen, blasigen Zellen bestehendes Fettgewebe. In sehr unvollständiger Weise ist der Markraum ausgekleidet von kleinen, dünnen Platten feinfaserigen Markknochens, dessen feine, konzentrische Schichtung hier und dort sehr deutlich zu erkennen ist. An anderen Strecken ist aber die Unterscheidung von sklerosiertem Knorpel unmöglich, der neben dem einfach verkalkten Knorpel einen beträchtlichen Teil der Markraumwand bildet. Letztere ist ganz besonders dünn an der dorsalen und plantaren Fläche der Tarsalia und besitzt hier auf manchen Strecken nur eine Dicke von etwa 20—30 μ. Es scheint, daß meist auf diesen beiden Flächen eine dünne Schicht von Periostknochen ruht; aber deren grobfaserige Beschaffenheit ist nirgends mit Deutlichkeit zu erkennen, und die Unterscheidung der drei verschiedenen, rot gefärbten Hartsubstanzen, sklerosierter Knorpel, Markknochen und Periostknochen, ist, zumal sie meist nur ganz dünne Lagen bilden, oft völlig unmöglich. Verschiedenheiten zeigen die

Tarsalia in der Zahl und Verteilung der, im übrigen stets ganz kurzen und mäßig weiten, Gefäßkanäle. In drei Fällen war ein, in drei anderen je zwei Gefäßkanäle nachweisbar. Die Größe der Skeletteile scheint auf die Zahl der Gefäßkanäle ohne Einfluß zu sein. Die einfachen Gefäßkanäle liegen alle dorsal, etwa in der Mitte der Fläche, die doppelten Kanäle aber münden entweder beide dorsal oder beide plantar.

Die Metatarsalien I, II, III und die Grund- resp. Mittelphalangen I und II zeigen in den Hauptzügen denselben Bau wie das Femur jüngerer Stadien, nämlich völlig knorpelige, unverkalkte kleine Epiphysen, einen großen einheitlichen Markraum in der Diaphyse und eine Diaphysenwand, an deren Aufbau feinfaseriger Markknochen, dunkelblau gefärbter, verkalkter oder rötlich aussehender, sklerosierter Knorpel sowie grobfaseriger Periostknochen sich beteiligen. Im Metatarsale I überschreiten die Markraumenden nicht deutlich die Diaphysen-Epiphysengrenze, in allen anderen Skelettstücken bleibt der Markraum auf die Diaphyse beschränkt. Seine erweiterten Enden werden von kleinen Knorpel- oder Knochenbälkchen durchsetzt. Der größte Teil des Markraumes wird von einer feinfaserigen Markknochenschicht ausgekleidet, die in den mittleren Abschnitten der Diaphyse, auch der Phalangen, nicht unbedeutend ist. Eine dünne Schicht verkalkten Knorpels dringt von den Epiphysen her zwischen den Mark- und Periostknochen ein, fehlt aber im mittleren Diaphysenteil auf eine kürzere oder längere Strecke gänzlich. Die Verbindung des Markraumes mit der äußeren Umgebung vermittelt meist ein Gefäßkanal, nur an der Grundphalanx II fanden sich deren zwei. Bei annähernd querem, kurzen Verlauf liegt der Gefäßkanal etwa in der Mitte der Diaphyse im Metatarsale I und III sowie in Grundphalanx I. Dagegen finden sich in Metatarsale, Grund- und Mittelphalanx II die Außenmündungen der Gefäßkanäle distal von der Mitte des Skeletteiles, und ihr Verlauf ist quer oder etwas schräg proximalwärts gerichtet. Im Metatarsale II war zu erkennen, daß auch die engste Stelle des Markraumes etwas distal von der Mitte des Skelettstückes liegt. Die Endphalanx I hat eine kompakte Grundlage aus sehr großblasigem, verkalktem Knorpel; diese trägt eine Kappe von Periostknochen. Ebenso ist der Befund an der Endphalanx II. Nur ist hier die Spitze der periostalen Knochenkappe sehr dick und umschließt einen kleinen Hohlraum, der durch einen kurzen Kanal plantar nach außen sich öffnet und eine von etwas Bindegewebe begleitete Gefäßschlinge in sich birgt (vgl. Textfig. 123). Zwischen den einzelnen Bestandteilen des Fußskelettes bestehen noch sehr ausgedehnte kontinuierliche faserknorpelige Verbindungen, nur die Tarsalia zeigen völlige Abgrenzungen gegeneinander durch Gelenkspaltbildungen.

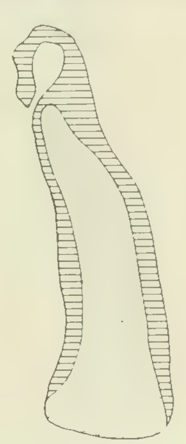


Fig. 123. Salamandra maculosa, Stadium VII, Endphalanx II des Fußes. Längsschnitt, Schema, aus mehreren Schnitten kombiniert. Vergr. 75,5 : 1.

Mancherlei Ergänzungen zu den nicht ganz vollständigen Befunden an den Femora der letzten beiden Stadien liefert die Quer-

schnittserie durch den ca. 17 mm langen Humerus des Stadiums VII. Im Epiphysenknorpel liegen meist kleine rundliche Zellen einzeln ohne bestimmte Anordnung in reichlicher Menge von Intercellularsubstanz. Gegen die freie Oberfläche zu sind die Zellen dichter gelagert und teilweise abgeplattet, und in einer schmalen, nicht scharf abgegrenzten Zone nimmt die Grundsubstanz einen mehr gelblich-braunen Farbton an. Im Zentrum des proximalen Epiphysenknorpels finden sich große Knorpelhöhlen, die mehrere Zellen umfassen. Die Grundsubstanz ist hier viel spärlicher und, wie aus der dunkelblauen Färbung zu schließen ist, verkalkt. Faserungen waren im Knorpel nirgends zu sehen. In das verkalkte Zentrum des Epiphysenknorpels dringen recht umfangreiche Ausläufer des großen Diaphysenmarkraumes ein. Sie laufen in eine schmale Spitze aus, sind aber weit und dicht gelagert in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze. Vielfach ragen Bälkchen von verkalktem Knorpel in das Innere der Markräume ein. Deren Wand wird zum großen Teil überkleidet von einer Schicht feinfaseriger, deutlich lamellärer Knochensubstanz, deren Dicke gegen die blinden Enden der Markräume immer mehr abnimmt und hier vielfach nicht scharf abzugrenzen ist gegen eine sklerotische Veränderung der verkalkten Knorpelsubstanz, welche durch die Ausbildung rötlich gefärbter Schalen und Höfe um die Knorpelhöhlen herum sich bemerklich macht. Die distale Epiphyse scheint ganz aus unverkalktem Hyalinknorpel zu bestehen, in dessen tiefste Teile keine Markraumausläufer eindringen. In der Diaphyse finden wir einen großen Markraum, dessen Wandung in sehr wechselnder Weise durch Schichten von feinfaseriger und grobfaseriger Knochensubstanz und von verkalktem Knorpel gebildet wird. Der geringste Durchmesser des Markraumes beträgt etwa 200 μ an einer Stelle, die wesentlich näher dem proximalen als dem distalen Ende des Skeletteiles liegt (vgl. Textfig. 124). Hier ist der Markraum ganz einheitlich; nach den beiden Epiphysen zu wird der Umfang des Markraumes immer größer, und mehr und mehr treten hier Knochenbälkchen auf, die in ihn einragen oder von einer zur anderen Seite durchsetzen, so daß der einheitliche Raum mehr oder weniger vollständig in Unterabteilungen zerlegt wird. Den Inhalt des Markraumes bildet wesentlich Fettgewebe, durchzogen von Blutgefäßen und im übrigen ziemlich arm an Kernen. Eine einfache Reihe von langen, stäbchenförmigen Kernen liegt der inneren Oberfläche des den Markraum umhüllenden Knochens an. Die Wandung des Markraumes ist dort am dicksten, wo dessen Lichtung den geringsten Durchmesser besitzt. Sie besteht hier aus einem inneren Ring von feinfaserigem Knochen, dessen mittlere Dicke etwa 100 μ beträgt, und einem äußeren Ring von grobfaseriger Knochensubstanz, der im Mittel eine Dicke von 150 μ besitzt. Der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes, also zusammengesetzt aus Markraumdurchmesser und Markknochenausklei-

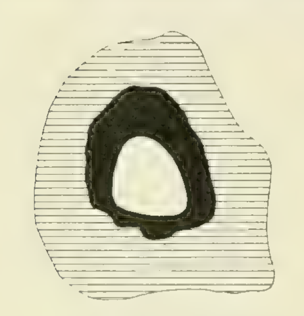
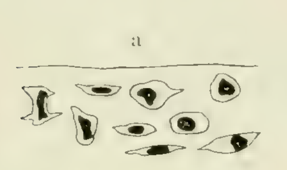


Fig. 124. Salamandra maculosa, Stadium VII, Humerus. Querschnitt, Gegend der engsten Stelle des Markraumes. Schema. Vergröß. 44,4 : 1.

dung, beläuft sich auf 380 μ. Beide Arten von Knochen grenzen direkt aneinander, sind auch meist deutlich voneinander verschieden. An manchen Stellen aber kann auch eine sichere Unterscheidung beider Knochenarten Schwierigkeiten verursachen. Die grobfaserige Beschaffenheit des Periostknochens ist nicht überall in gleicher Stärke ausgeprägt. Ihm kommt eine unscharfe Zeichnung von konzentrischen, meist in größeren Abständen einander folgenden Linien zu, während die konzentrische Schichtung des feinfaserigen Markknochens durch dicht beieinander liegende, scharfe Linien gekennzeichnet ist. Die Zellen beider Knochenarten unterscheiden sich nicht in charakteristischer Weise, wie die beigefügte Figur erkennen läßt (Fig. 125 a feinfaseriger, b grobfaseriger Knochen). Knorpel hat im mittleren Diaphysenteil



Grobfaseriger Knochen.



Feinfaseriger Knochen.

Fig. 125. Salamandra maculosa, Humerus. Querschnitt. Zellen aus dem Periostknochen a und aus dem Markknochen b, schematisch. Vergr. 450 : 1.

auf eine beträchtliche Strecke keinen Anteil am Aufbau der Markraumwandung. Diese besteht hier vielmehr überall in typischer Weise aus einem inneren Ring von feinfaserigem Markknochen und einem äußeren Ring von grobfaserigem Periostknochen. Die Durchmesser der beiden Knochenschichten sind in den verschiedenen Radien recht verschieden an Länge, im ganzen aber nimmt die Dicke des Periostknochens gegen die Diaphysenenden zu ab, die des Markknochens eher etwas zu, bis auf 130 μ. An den beiden Enden der Diaphyse beobachtet man recht komplizierte Bilder. Je näher der Epiphyse die Querschnitte geführt sind, um so ansehnlicher ist die Beteiligung von verkalktem, dunkelblau gefärbtem Knorpel an der Bildung der Markraumwandung. Nahe der Diaphysen-Epiphysengrenze bildet er einen fast vollständigen Ring zwischen grobfaserigem und feinfaserigem Knochen, weiter gegen die Diaphysenmitte zu löst sich der Ring allmählich in einzelne, immer kleiner und unansehnlicher werdende Bezirke auf, die endlich verschwinden. Die Komplikation des Bildes wird noch dadurch erhöht, daß das Verhältnis zwischen feinfaserigem und grobfaserigem Knochen nicht dasselbe bleibt wie in der Diaphysenmitte und in niedrigeren Zuständen. Der grobfaserige Periostknochen erscheint nämlich stark reduziert. Er bildet auf lange Strecken bereits in größerer Entfernung vom Diaphysenende nicht mehr einen vollständigen oberflächlichen Ring, sondern ist in einzelne mehr oder weniger umfangreiche Bezirke zerfallen. Dagegen ist der feinfaserige Knochen mächtig ausgebildet und dehnt sich vielfach bis zur Oberfläche des Skeletteiles aus (vgl. Fig. 126). Es sieht stellenweise so aus, als ob der Markknochen in direkte Berührung mit dem Periost tritt, doch läßt sich das Vorhandensein einer dünnen Schicht von sklerosiertem Knorpel zwischen Periost und Markknochen nicht ausschließen. Zahlreiche und sehr mannigfaltig gestaltete Gefäß-

kanäle verbinden den Markraum mit der äußeren Umgebung des Skeletteiles. Sie verteilen sich auf drei Stellen. Im mittleren Diaphysenabschnitt besteht nur ein einziger mittelweiter Gefäßkanal, der, von einer Schicht feinfaserigen Knochens ausgekleidet, etwa in der Gegend der engsten Markraumstelle seine Innenmündung besitzt. Von da durchzieht er die Knochenschale in schräg distalwärts gerichtetem Verlauf. Seine Außenmündung liegt ebenfalls, wie die engste Markraumstelle, noch proximal von der Mitte des Skeletteiles. Die übrigen Gefäßkanäle bilden eine proximale und eine distale Gruppe. Ob ein Gefäßkanal in die proximale Epiphyse selbständig eindringt, konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden. Die Zahl und der Umfang der Gefäßkanäle ist anscheinend am proximalen Diaphysenende geringer als am distalen. Einzelne Gefäßkanäle sind kurz, weit und quer in ihrem Verlauf, andere länger, von geringerem oder sogar sehr geringem Durchmesser. Sie durchsetzen den Knochen schräg gegen die Diaphysenmitte zu und haben auch gelegentlich eine doppelte Außen- oder Innenmündung. Ein sehr auffälliges Gebilde ist je ein Gefäßkanal am proximalen und distalen Diaphysenende, der sich durch seinen großen Umfang bei querem Verlauf auszeichnet. Distal ist er besonders groß und dehnt sich bei einer größten Breite von ca. 280 μ über 30 Querschnitte à 20 μ Dicke, also über 600 μ aus. Das Periost ist eine ganz dünne, zarte Bindegewebsschicht mit zahlreichen ovalen Kernen.

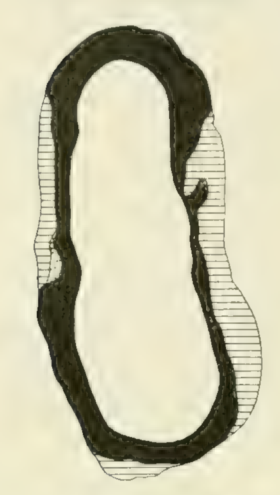


Fig. 126. Salamandra maculosa, Humerus. Querschnitt. Gegend des distalen Endes der Diaphyse. Schema. Vergr. 33,3 : 1.

Die soeben geschilderten Beobachtungen setzen uns in den Stand, ein ziemlich vollständiges Bild von dem Entwicklungsgang des Knochenaufbaues in den Extremitäten, und zwar namentlich den hinteren, von Salamandra maculosa zu gewinnen. Wir lernen als niedersten Zustand aller langen Knochen einen massiven, hyalinen Knorpelstab kennen, der in der Mitte schlank, an den Enden verdickt ist und in seinem mittleren Abschnitt von einem periostalen Knochenmantel umhüllt wird. So erscheinen die meisten Skelettstücke der Vorderextremität bei einer Larve von 30 mm Gesamtlänge. Die dünnste Stelle des etwa 2 mm langen Humerus liegt ungefähr in dessen Mitte und besitzt einen Durchmesser von ca. 140 μ. Das weitere Längenwachstum des Skeletteiles geht offenbar von einer Knorpelproliferationszone am Rand der Diaphysen-Epiphysengrenze aus und ist nach beiden Enden zu gleichmäßig. Die größte Dicke des Periostknochens mit 15—20 μ fällt mit der engsten Stelle des knorpeligen Achsenstabes zusammen. Ganz ähnlich liegen noch die Verhältnisse in der Hintergliedmaße einer Larve von 50 mm Gesamtlänge. Das Femur ist hier 4 mm lang. Die dünnste Stelle des ihn durchziehenden knorpeligen Achsenstabes liegt auch hier noch etwa in der Mitte der Länge, woraus wir schließen, daß das Längenwachstum nach beiden Enden hin gleichmäßig von der Proliferationszone aus fortschreitet. Der geringste Durchmesser des Knorpelstabes beläuft sich auf 160—170 μ. Da wir nicht annehmen können, daß der Knorpel-

durchmesser nach Beginn der periostalen Knochenbildung sich noch vergrößert, würde also an diesem Femur die Bildung des Periostknochens erst eingesetzt haben, nachdem die knorpelige Grundlage einen größeren Umfang erreicht hatte als bei dem zuerst erwähnten Humerus. Die periostale Knochenschale hat im Vergleich mit dem Humerus nicht nur an Längenausdehnung, sondern auch an Dicke zugenommen und zeigt in der Gegend der engsten Stelle des Achsenstabes einen größten Durchmesser von ca. 50 μ. Diese Knochenmasse ist aber nicht mehr völlig kompakt, sondern weist mehrfach von außen in die Tiefe sich einsenkende Grübchen und Kanäle auf, die bis zur Oberfläche des Knorpelstabes reichen können und gelegentlich mehrkernige Riesenzellen einschließen. Die letzteren stellen offenbar Osteoklasten dar, durch deren resorbierende Tätigkeit die Grübchen und Höhlungen im Periostknochen als erste Anfänge von Gefäßkanälen entstanden sind. Wir nehmen also an, daß das Dickenwachstum des Periostknochens im wesentlichen ein gleichmäßiges ist, abgesehen von der Bildung des gröberen Leistenreliefs der Skeletteile, und daß die gefäßführenden Hohlräume beim Dickenwachstum nicht einfach ausgespart bleiben, sondern nachträglich durch Resorption sich bilden. Das Periost ist am Humerus wie am Femur dargestellt durch zartes Bindegewebe, das am Femur relativ dick ist, etwa 30—35 μ Durchmesser besitzt und deutliche Osteoblasten einschließt. Tibia und Fibula derselben Extremität verhalten sich ganz ähnlich wie das Femur und zeigen Anfänge von Gefäßkanälen in der Gegend der Diaphysenmitte.

Das ebenfalls etwa 4 mm lange Femur eines jungen Tieres nach eben vollendeter Metamorphose von nur 40 mm Gesamtlänge zeigt einen wesentlichen Fortschritt im Aufbau des Femur, während Tibia und Fibula noch dieselben Zustände bewahren wie im Larvenstadium, und Metatarsalien sowie Phalangen noch die primitiven Verhältnisse des kontinuierlichen Knorpelstabes mit einheitlicher periostaler Knochenschale aufweisen. Im mittleren Teil der Femurdiaphyse ist der Knorpelstab auf eine ganz kurze Strecke fast völlig unterbrochen und durch einen kleinen Hohlraum ersetzt, der etwas Bindegewebe mit Gefäßschlingen und einigen Riesenzellen enthält. Die Lage des Markraumes entspricht der dünnsten Stelle des Femurachsenteiles, etwa in der Mitte des Skelettstückes; sie besitzt einen geringsten Durchmesser von 230—240 μ. Dieser geringste Durchmesser des Achsenteiles ist demnach um etwa 70 μ größer als im vorhergehenden Larvenstadium. Diese Differenz ist wohl im wesentlichen auf individuelle Unterschiede im Eintreten der periostalen Ossifikation zurückzuführen, wenigstens finden sich keine Anzeichen, daß die im kleinen Markraum enthaltenen Riesenzellen einen inneren Teil des periostalen Knochenmantels resorbiert haben, dessen größte Dicke hier wie im vorigen Stadium 50 μ beträgt. Drei kleine, radiär verlaufende Gefäßkanäle setzen den Markraum in der Gegend der Diaphysenmitte mit der äußeren Umgebung in Verbindung. Einige andere Gefäßkanäle stehen im proximalen Teil des Femur in Beziehung zu dessen großer Apophyse, und Anfänge weiterer Kanäle sind in der distalen Hälfte zu bemerken. Das Periost ist nur 20 μ dick.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung finden wir eine fortschreitende Längenzunahme des Markraumes auf Kosten des axialen

Knorpelstabes als auffälligste Veränderung. In dem 5,5 mm langen Femur eines Tieres von 60 mm Gesamtlänge durchzieht der Markraum die Diaphyse fast bis an ihr Ende. Nur die äußersten dünnen Ränder der Knochenschale umschließen noch einen kompakten Knorpelkern, der sich in die beiden ebenfalls durchweg aus hyalinem, und zwar noch unverkalktem, Knorpel bestehenden Epiphysen fortsetzt. Die beiden erweiterten Markraumenden nach den Epiphysen zu sind nicht ganz einheitlich, sondern von mehreren unregelmäßigen Knorpelbälkchen durchsetzt. Auch an den äußeren Wandungen des Markraumes sind hier und da noch Reste des nicht völlig eingeschmolzenen Achsenknorpels nachweisbar. Alle diese Knorpelreste in der Umgrenzung und im Innern des Markraumes sind verkalkt oder zeigen auch Andeutungen von sklerotischer Umwandlung. Der geringste Durchmesser des Markraumes beträgt hier wie im vorhergehenden Stadium 230—240 μ und findet sich in der Gegend der Diaphysenmitte. Es hat also offenbar keine Erweiterung des Markraumes durch Einschmelzung des angrenzenden Periostknochens stattgefunden und auch das Längenwachstum sich gleichmäßig nach beiden Enden hin vollzogen, da die Lage der engsten Markraumstelle in bezug auf die Länge des Skeletteiles sich nicht verändert hat. Eine Knorpelproliferationszone an der Oberfläche der Diaphysen-Epiphysengrenze ist auch hier deutlich zu erkennen. Den Markraum erfüllt ein lockeres, Gefäße enthaltendes Bindegewebe mit einzelnen Rundzellen und Riesenzellen. Auf letztere ist wohl wesentlich die Einschmelzung des Knorpels zurückzuführen. Als Knochenmarkgewebe läßt sich der Inhalt des Markraumes noch nicht bezeichnen. Die periostale Knochenschale hat in der Gegend der Diaphysenmitte ihre größte Dicke mit ca. 75 μ. Sie wird von mehreren Gefäßkanälen durchsetzt. Ein solcher mit annähernd querem, radiären Verlauf entspricht der Diaphysenmitte. Zwei weitere Gefäßkanäle liegen in der distalen Hälfte der Diaphyse und laufen schräg von außen nach innen der Diaphysenmitte zu. Auch in der proximalen Diaphysenhälfte kommen einige Gefäßkanäle vor, die in nahen Beziehungen zur Femurapophyse stehen und deren Verhalten in der vorliegenden Serie nicht näher festgestellt werden kann. Die Anordnung der Gefäßkanäle hat also im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium keine erhebliche Aenderung erfahren, nur ist ihre Zahl hier in der Mitte geringer, an den Enden der Diaphyse möglicherweise etwas größer. Das Periost ist eine zarte Bindegewebsschicht von nur 10 μ Dicke. Tibia und Fibula dieses Stadiums sind in ihrer Ausbildung etwa ebensoweit vorgeschritten wie das Femur. Sie sind insofern noch zurückgeblieben, als der ganze Markraum eine dünne, kontinuierliche Knorpelauskleidung besitzt, in der Entwicklung aber darin voraus, daß sie Spuren einer Markknochenbildung erkennen lassen und im Markraumbindegewebe einzelne Markzellen und Fettzellen aufweisen. An der Fibula fällt die engste Markraumstelle mit der Diaphysenmitte zusammen, während sie an der Tibia distal von der Mitte zu liegen scheint, woraus ein stärkeres Längenwachstum an der proximalen Diaphysen-Epiphysengrenze erschlossen werden kann. Die Tibia besitzt 5, die Fibula 2 ziemlich weite, kurze Gefäßkanäle, die bei annähernd radiärem Verlauf der Gegend der engsten Markraumstelle zugehören. Die Elemente des Tarsus bestehen noch gänzlich aus hyalinem, unverkalktem Knorpel, und auch die Metatarsalien haben

seit dem vorigen Stadium nur an Größe zugenommen, in der Art ihres Aufbaues sich aber nicht verändert.

Bei einem Tier von 75 mm Gesamtlänge ist die Länge des Femur bis auf 6 mm angewachsen. Der Markraum durchsetzt den größten Teil der Diaphyse, an deren Ende aber doch ein ganz ansehnlicher massiver Knorpelkern besteht, in dessen tiefste Teile einzelne Ausläufer des Markraumes eindringen. Reste des axialen Knorpels lassen sich durch die ganze Diaphyse hindurch verfolgen, in größerem Umfang als bei dem vorhergehenden Stadium. Im Gegensatz zu diesem zeigt jetzt auch der Femurmarkraum eine deutliche, aber nur unvollständige Auskleidung mit Markknochen, der bis zu 15 μ Dicke besitzt und an seiner Innenfläche eine einfache Reihe ovaler Kerne trägt, die offenbar Osteoblasten angehören. Die Reste des Diaphysenknorpels sind teilweise verkalkt, teilweise im Anschluß an die Markknochenablagerung sklerosiert und dann gegen die letztere nicht immer deutlich abgrenzbar. Der geringste Durchmesser des Markraumes einschließlich der unbedeutenden Reste des Diaphysenknorpels beläuft sich auf 220 μ, ist also nicht wesentlich anders als in den beiden vorhergehenden Stadien. Es wurden aber hier Anzeichen von Resorptionsprozessen beobachtet, die nicht nur den Diaphysenknorpel und Markknochen, sondern auch den Periostknochen betreffen. Die Lage der engsten Markraumstelle entspricht hier nicht mehr der Mitte des ganzen Skeletteiles, sondern liegt etwas proximal davon, so daß also offenbar die distale Hälfte des Femur an dem Längenwachstum stärker beteiligt gewesen ist als die proximale. Im Dickenwachstum ist kein Fortschritt zu verzeichnen. Die größte mittlere Dicke des Periostknochens beträgt auch hier 75 μ und findet sich in der Gegend der Markraumenge, etwas proximal von der Diaphysenmitte. Den Markrauminhalt bildet nunmehr ein blutgefäßreiches Knochenmarkgewebe mit Markzellen, Fettzellen und Riesenzellen. Eine Abzweigung des Markraumes dehnt sich in die mächtige Femurapophyse aus. Die Zahl der Gefäßkanäle ist gering. Zwei Kanäle liegen am proximalen Ende des Skeletteiles und gehören dem Apophysenmarkraum an, nur ein Kanal findet sich in der distalen Hälfte der Diaphyse und zieht schräg von außen nach innen der Diaphysenmitte zu. In der Umgebung der letzteren, wenig proximal von der Markraumenge, durchsetzt ein vierter Gefäßkanal in annähernd radiärer Richtung den Periostknochen. Die Beinhaut ist dünn und zart. Der Aufbau von Tibia und Fibula ist im ganzen derselbe wie der des Femur. Ein Markknochenbelag fehlte hier und auch Knorpelsklerose war nicht nachweisbar. Die Tibia besitzt einen, die Fibula zwei Gefäßkanäle, die etwa in der Gegend der Diaphysenmitte oder wenig distal davon die dünne periostale Knochenschale in annähernd radiärem Verlauf durchbohren. Der Vergleich mit den vorhergehenden Stadien lehrt also, daß in der Zahl der Gefäßkanäle keine Regelmäßigkeit besteht. Das Periost ist über den mittleren Abschnitt der Diaphyse hin ganz dünn und zart, nach den beiden Enden zu aber dicker und ansehnlicher. In dem Verhalten der Tarsalia hat sich nichts geändert; auch eine Anzahl von Metatarsalien und Phalangen ist auf dem früheren Zustand stehen geblieben. Nur in das Metatarsale, sowie die Grund- und Mittelphalanx des zweiten Strahles ist in der Gegend der Diaphysenmitte je ein Gefäßkanal in radiärer Richtung eingedrungen und hat zur Einschmelzung eines kleinen

Teiles des Diaphysenknorpels geführt. Dieser Teil ist durch einen Hohlraum ersetzt, den ein lockeres Bindegewebe ohne Knochenmarkcharakter erfüllt.

Das 7 mm lange Femur eines Tieres von 86 mm Gesamtlänge lehrt uns keine wesentlichen Veränderungen kennen. Von dem Diaphysenknorpel sind an den Enden der Diaphyse Knorpelkerne erhalten geblieben, auch noch kleine Reste in der Begrenzung des Markraumes, die aber in der distalen Diaphysenhälfte auf eine lange Strecke gänzlich fehlen. Der geringste Durchmesser des Achsenteiles, d. h. des von der periostalen Knochenschale umschlossenen Raumes, ist etwas größer als im vorhergehenden Stadium. Er beläuft sich auf 260 μ und findet sich proximal von der Mitte der Diaphyse. In derselben Gegend ist auch der Periostknochen am dicksten. Sein Durchmesser beträgt 70—75 μ. Ansehnlicher als im vorigen Stadium ist die Auskleidung des Markraumes mit Markknochen, der in der Nähe der Markraumenge eine Dicke von 20—25 μ besitzt und nach den beiden Diaphysenenden zu allmählich sich verdünnt, in der distalen Hälfte des Skeletteiles aber auf einer längeren Strecke gänzlich fehlt. Im Anschluß an den Markknochen zeigen die im übrigen verkalkten Reste des Diaphysenknorpels sklerotische Beschaffenheit, gegen welche der Markknochen sich oft nicht scharf abgrenzt. Der Markrauminhalt ist Knochenmarkgewebe ähnlich wie im vorigen Stadium. Mehrfach beobachten wir mehrkernige Riesenzellen, die, offenbar als Osteoklasten tätig, zur Einschmelzung nicht nur des Diaphysenknorpels und Markknochens, sondern, namentlich in der distalen Hälfte des Skeletteiles, auch des Periostknochens führen. In die Femurapophyse dehnt sich eine Abzweigung des Hauptmarkraumes aus. Inwieweit hier am proximalen Apophysenende Gefäßkanäle ausgebildet sind, ließ sich nicht ermitteln. Im übrigen steht der Hauptmarkraum nur durch einen einzigen, mäßig weiten Gefäßkanal mit der äußeren Umgebung in Zusammenhang. Dieser Kanal gehört der distalen Hälfte des Skeletteiles an, derart, daß seine Innenmündung etwa der Mitte des Femur entspricht, also etwas distal von der Markraumenge liegt, während die Außenmündung noch weiter distalwärts verschoben ist. Der ganze Verlauf des Kanals ist also ein ziemlich steiler, schräger. Das Periost ist in den mittleren Teilen des Femur dünn und locker, nach den Enden zu dicker und fester gefügt.

Eine Periode intensiven Wachstums sowohl nach Dicke wie nach Länge liegt zwischen dem eben beschriebenen und dem folgenden Stadium, dem letzten unserer Untersuchung. Die Länge des Femur ist bei zwei Tieren von 162 resp. 170 mm Gesamtlänge auf ca. 15 mm angewachsen, hat sich also mehr als verdoppelt. Der Aufbau hat sich auch beträchtlich verändert, zeigt aber keine neuen Einrichtungen, sondern nur eine Weiterbildung bereits begonnener Entwicklungsvorgänge. Die Einschmelzung des Diaphysenknorpels ist immer weiter nach den Enden der Diaphyse vorgeschritten und hat die Diaphysen-Epiphysengrenze erreicht. Der Markraum erstreckt sich also nunmehr bis zu den Enden der Diaphyse, dringt wohl auch mit kleinen Spitzen in die basalen Teile der Epiphysen ein und die Ränder des periostalen Knochenrohres umschließen keinen Knorpelkern mehr. Die beiden Epiphysen bestehen noch gänzlich aus Knorpel und zeigen nur in ihren tiefsten Teilen nahe der Diaphyse Spuren von Verkalkung. Der Markraum ist in seinem größten

mittleren Abschnitt vollkommen einheitlich und wird nur an den beiden stark erweiterten Enden von Knorpel- resp. Knochenbälkchen durchsetzt. In einem mittleren Abschnitt der Diaphyse ist die Lichtung des Markraumes sehr gering. Sie ist am engsten an einer Stelle, die proximal von der Mitte des Skeletteiles liegt, und besitzt hier einen Durchmesser von 90 resp. 150 μ. (Letzteres Maß ist von einem Längsschnitt genommen und deshalb weniger bedeutungsvoll.) Von dem Diaphysenknorpel finden sich an den Diaphysenenden, anschließend an die innere Oberfläche des Periostknochens, noch relativ ansehnliche Reste. Sie sind teils verkalkt, teils sklerosiert. In den mittleren Diaphysenabschnitten aber fehlt der Knorpel gänzlich. Der Markrauminhalt hat in der Hauptsache den Charakter von Fettgewebe. Sehr beträchtlich ist die Auskleidung des Markraumes mit Markknochen. Sie ist am bedeutendsten in der Gegend der geringsten Markraumlichtung und besitzt hier eine mittlere Dicke von ca. 80 resp. 50 μ. Da der Diaphysenknorpel hier fehlt, berechnet sich also der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes auf ca. 250 μ, eine Zahl, die sehr wohl mit den früheren Befunden übereinstimmt und lehrt, daß hier keine ausgedehnte Resorption von Periostknochen vom Markraum her stattfindet. Die Stelle des geringsten Durchmessers liegt proximal von der Mitte des Skeletteiles, woraus sich ergibt, daß das Längenwachstum an der distalen Epiphysengrenze ein lebhafteres ist als proximal. Mit dem geringsten Durchmesser des Markraumes fällt auch zusammen die größte Dicke des Periostknochens, die sich hier auf 300 resp. 250 μ im Mittel beläuft. Nach den beiden Enden zu nimmt die Lichtung des Markraumes zu, die Dicke des Periost- und Markknochens ab. An den Enden der Diaphyse überwiegt aber jetzt der Markknochen, und wir sehen Stellen, an denen der Periostknochen fehlt, so daß der Markknochen anscheinend direkt an die Oberfläche tritt. Die Zahl der Gefäßkanäle hat sich nicht entsprechend den Dimensionen des Skeletteiles vergrößert. Nur ein Kanal liegt im mittleren Teil der Diaphyse. Er zieht etwas schräg von außen-distal nach innen-proximal der Gegend der geringsten Markraumlichtung zu. Außerdem finden sich mehrere Kanäle an den beiden Enden der Diaphyse, auch in Beziehung zu der bekannten Femurapophyse. Genauere Feststellungen über ihre Zahl und Anordnung waren nicht möglich. Das Periost zeigt das bekannte Verhalten, indem es über den größten Teil der Femurdiaphyse eine dünne, lockere, kernreiche Bindegewebsschicht darstellt und nur an den Enden der Diaphyse dicker und derber erscheint. Sehr beträchtlich hat sich das Aussehen der Tarsalia verändert. Sie haben alle, ganz unabhängig von ihrer sehr verschiedenen Größe, in ihrem Innern einen Markraum, der nach allen Seiten hin in die knorpelige Wand Seitenäste entsendet. Der Inhalt des Markraumes ist gefäßhaltiges Fettgewebe wie im Femur. Seine Verbindung nach außen wird hergestellt durch 1—2 Gefäßkanäle von ganz geringer Länge, die bald dorsal, bald plantar gelegen sind. Der den Markraum umschließende Rest der ursprünglichen knorpeligen Anlage des Skeletteiles ist stellenweise sehr gering und besitzt an manchen Strecken nur noch eine Dicke von 20—30 μ. An dickeren Stellen ist der Knorpel größtenteils verkalkt oder sklerosiert. Es scheint, daß die Tarsalia auf der dorsalen und plantaren Fläche einen ganz dünnen Belag von periostalem Knochen besitzen; doch ist dieser Belag nicht recht deutlich zu erkennen. Der Markraum ist in sehr unvollständiger

Weise mit einer Markknochenauskleidung versehen, die nirgends eine größere Dicke erreicht. Vielfach bereitet die Unterscheidung der drei Hartsubstanzen, Periostknochen, Markknochen und sklerosierter Knorpel, die größten Schwierigkeiten. Von den ürigen Elementen des Fußskelettes zeigen die Endphalangen noch ganz ursprüngliche Verhältnisse, nämlich eine knorpelige, kontinuierliche Grundlage, überzogen von einer periostalen Knochenkappe. Bei den anderen Phalangen und den Metatarsalien hat die bereits in früheren Stadien begonnene Ausbildung des Markraumes Fortschritte gemacht. Der Hohlraum dehnt sich jetzt überall bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze aus und überschreitet diese nur undeutlich im Metatarsale I. Der Bau der Diaphysenwand zeigt in seiner Zusammensetzung aus Periost- und Markknochen nebst Resten von Diaphysenknorpel dieselben Verhältnisse wie das Femur. Der geringste Durchmesser des von dem Periostknochen umschlossenen Raumes liegt beim Metatarsale II distal von der Mitte des Skeletteiles; an den anderen Stücken ließ sich sein Lageverhältnis nicht genau feststellen. Die meisten Metatarsalien zeigen einen Gefäßkanal, der in radiärer Richtung, etwa der Diaphysenmitte entsprechend, eindringt. In den Skeletteilen des zweiten Strahles aber liegen die Außenmündungen des Gefäßkanals (resp. in der Grundphalanx II der beiden Gefäßkanäle), distal von der Mitte und die Kanäle verlaufen etwas schräg proximalwärts.

Noch etwas größer als die beiden zuletzt betrachteten Femora ist der ca. 17 mm lange Humerus eines Tieres von 162 mm Gesamtlänge. Hier sind die Ausläufer, mit denen der Diaphysenmarkraum die Epiphysen-Diaphysengrenze überschreitet und in den basalen verkalkten Teil der proximalen Epiphyse eindringt, sehr ansehnlich. Die distale Epiphyse besteht noch ganz aus Knorpel. Der von der periostalen Knochenschale umschlossene Raum hat einen geringsten Durchmesser von ca. 380 μ, von denen 200 μ auf die Markraumlichtung, der Rest auf die Markknochenauskleidung entfallen. Dieser Betrag des geringsten Durchmessers erscheint sehr hoch im Vergleich mit dem Femur und dem 2 mm langen Humerus des jüngsten Stadiums, dessen Knorpelgrundlage einen geringsten Durchmesser von 140 μ aufwies. Es ist wohl anzunehmen, daß hier beträchtliche Resorptionen des Periostknochens von dem Markraum aus stattgefunden haben. Die größte Dicke des Periostknochens beträgt im Mittel 150 μ. Sie findet sich in der Gegend des geringsten Markraumdurchmessers, und diese Stelle liegt proximal von der Mitte der Diaphyse, woraus wir auf ein lebhafteres Längenwachstum in der distalen Hälfte des Skeletteiles schließen. Die Ausbildung des Periostknochens ist im Vergleich mit dem Femur desselben Tieres sehr gering, aber entsprechend mächtiger der Markknochen, der in den Endabschnitten der Diaphyse stellenweise noch etwas dicker ist als in der Mitte und namentlich dort sich bemerklich macht, wo im Rand der periostalen Knochenschale Durchbrechungen vorkommen, durch welche der Markknochen direkt an die Oberfläche tritt. Von Gefäßkanälen finden wir im mittleren Diaphysenabschnitt nur einen einzigen, der, von einer feinfaserigen Knochenschicht ausgekleidet, schräg von außen-distal nach innen-proximal den Periostknochen durchsetzt. Seine Innenmündung entspricht etwa der Stelle des geringsten Markraumdurchmessers, und seine Außenmündung liegt ebenfalls noch proximal von der Mitte der Diaphyse. Daneben findet sich je eine

Gruppe von Gefäßkanälen am proximalen und am distalen Ende der Diaphyse. Unter diesen Kanälen zeichnen sich einzelne durch ihre besonders große Lichtung aus. Diese verlaufen radiär und sind kurz, während engere Kanäle in schräger Richtung der Diaphysenmitte resp. der Markraumenge zustreben. Es scheint, als ob das lebhafter wachsende distale Ende der Diaphyse auch reicher an Gefäßkanälen wäre als das langsamer wachsende proximale. Die übrigen Einzelheiten des Aufbaues, namentlich Diaphysenknorpel, Markrauminhalt und Periost verhalten sich ebenso wie am Femur.

Wir fassen zum Schluß die Vorgänge bei der Osteogenese in den Extremitäten von Salamandra maculosa, wie sie sich als Gesamtbild aus unseren verschiedenen Befunden ergeben, noch einmal kurz zusammen. Die stabförmige knorpelige Anlage der langen Knochen verkalkt zuerst in ihrem mittleren schlanken Abschnitt und wird hier von einer Schale von Knochen umhüllt, die vom Periost her gebildet wurde und aus geflechtartiger Knochensubstanz mit nur vereinzelten groben Fasern und großen, unregelmäßig geformten Zellen in wechselnder Gruppierung besteht. Die Dicke der Knochenschale ist am beträchtlichsten in der Gegend der Diaphysenmitte und wird nach den beiden Enden hin gleichmäßig geringer. Die periostale Knochenbildung beginnt jedenfalls bei dem am meisten proximal gelegenen größten Skelettstück der Extremität und schreitet von da in distaler Richtung fort. Der Zeitpunkt des Anfanges der periostalen Ossifikation unterliegt offenbar individuellen Schwankungen, wie aus der Verschiedenheit des geringsten Durchmessers des Achsenstabes bei verschiedenen Individuen hervorgeht. Je kleiner das Skelettstück im ausgebildeten Zustand ist, um so kleiner ist auch seine knorpelige Anlage beim Einsetzen der periostalen Knochenbildung. Das Periost besteht anfangs aus einer verhältnismäßig dicken Schicht von zartem, feinfaserigem, zellreichem Bindegewebe. Das Längenwachstum des Skeletteiles geht von einer Knorpelproliferationszone aus, die dem Rand der Diaphysen-Epiphysengrenze entspricht, und vollzieht sich anfangs offenbar nach beiden Enden hin gleichmäßig. Bereits bei jungen Larven vor Eintritt der Metamorphose treten Gefäßkanäle auf als mehrere kleine Grübchen, die durch die resorbierende Tätigkeit mehrkerniger Osteoklasten in der Gegend der Diaphysenmitte in den Periostknochen sich einsenken und bald diesen ganz durchsetzen bis zur Berührung mit dem verkalkten knorpeligen Achsenstab. Die Kanälchen umschließen von etwas lockerem Bindegewebe begleitete Gefäßschlingen. Nach Abschluß der Metamorphose werden die Gefäßkanäle zahlreicher und größer, und zwar zuerst an dem längsten Skelettstück der Extremität, während die kleineren Knochen in der Richtung von proximal nach distal erst allmählich nachfolgen. Die in der Gegend der Diaphysenmitte gelegenen Gefäßkanäle dringen in direkt radiärer Richtung durch den Periostknochen in den axialen Knorpel ein und bringen diesen auf eine kurze Strecke zur Einschmelzung, so daß ein kleiner Markraum entsteht, mit welchem alle Gefäßkanäle zusammenhängen. Die Anzahl der Gefäßkanäle unterliegt beträchtlichen individuellen Schwankungen und steht nicht in direktem Zusammenhang mit der Größe des Skeletteiles. So fanden wir im mittleren Abschnitt des Femur einen resp. 3, der Tibia einen resp. 5, der Fibula einen resp. 2 Kanäle. Während das Skelettstück nach beiden Seiten an Länge zunimmt, wesentlich durch die

Tätigkeit einer Knorpelproliferationszone am Rande der Diaphysen-Epiphysengrenze, dehnt sich der Markraum nach den beiden Enden des Knorpelstabes immer weiter aus. Er ist in seinem mittleren Abschnitt einheitlich und zerfällt nach den erweiterten Enden hin in einzelne Ausläufer, die durch Balken von Knorpel getrennt sind. Die Einschmelzung des Knorpels erfolgt augenscheinlich durch die Wirkung mehrkerniger Riesenzellen, die ähnlich wie Osteoklasten tätig sind. Anfangs sind noch dünne Reste des Achsenknorpels durch die ganze Diaphyse hin nachweisbar. Später gehen diese im mittleren Teil der Diaphyse verloren, und nur von den an die Epiphysen angrenzenden Endstücken des Achsenknorpels bleiben mehr oder weniger beträchtliche Reste erhalten. Diese sind teils verkalkt, teils sklerotisch verändert. Erst wenn der Markraum einen größeren Umfang erreicht hat, erhält er eine sich von der Mitte nach den Enden hin ausbreitende, langsam an Dicke zunehmende Auskleidung von Markknochen, die oft nicht deutlich gegen den sklerosierten Knorpel abzugrenzen ist. An der Innenfläche der Markknochenschicht liegt eine Reihe ovaler Kerne, die offenbar Osteoblasten angehören. Der Markrauminhalt ist anfangs ein sehr lockeres, indifferentes, zellarmes Bindegewebe, das die Gefäßschlingen trägt. Erst bei Tieren mit einer Gesamtlänge von 60 mm beginnt die Umwandlung dieses Bindegewebes in Knochenmark durch das Auftreten verschiedener Formen von Markzellen und namentlich in rasch zunehmendem Maße von Fettzellen. Letztere bilden bei ausgewachsenen Tieren den wesentlichen Inhalt des Markraumes. Ein zellreiches, typisches rotes Knochenmarkgewebe habe ich an all meinen Präparaten von Salamandra maculosa nirgends gesehen. In demselben Stadium finden sich auch die ersten Zeichen eines ungleichmäßigen Wachstums der beiden Enden eines Skeletteiles. Am Femur und Humerus ist das Wachstum distal bedeutend lebhafter als proximal, umgekehrt scheint es an der Tibia und dem Metatarsale II proximal rascher fortzuschreiten. Der stärker wachsende Abschnitt jedes Skelettstückes enthält wohl immer ausgedehntere Reste des Diaphysenknorpels, als der im Längenwachstum zurückbleibende Teil. Bei ganz großen, ausgewachsenen Tieren dehnt sich der Markraum mit seinen Enden bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze aus und kann diese auch überschreiten, so daß er mit mehreren unregelmäßig gestalteten Ausläufern mehr oder weniger weit in die basalen verkalkten Partieen der im übrigen gänzlich aus hyalinem Knorpel bestehenden Epiphysen eindringt. Bei Tieren mit einer Gesamtlänge von 75 resp. 86 mm beobachteten wir eine Erweiterung der Markraumlichtung infolge Resorption von Markknochen, Diaphysenknorpel und Periostknochen. Diese Markraumerweiterung scheint aber am Femur keinen großen Umfang anzunehmen, da der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes bei unseren verschiedenen Tieren 160—170, 230—240, 220, 260, 250 μ betrug, also in nicht sehr erheblichen Grenzen schwankte. Einen größeren Umfang schienen die Resorptionen im Humerus angenommen zu haben. Hier maß der geringste Durchmesser des Achsenteiles bei 2 mm Gesamtlänge des Humerus ca. 140 μ und bei 17 mm Gesamtlänge 380 μ. Je älter das Tier wird und je umfangreicher der Skeletteil, um so ansehnlicher erscheint der Markknochen, dessen mittlere Dicke in dem größten Humerus in der Gegend der Markraumenge bis auf 100 μ steigt. Dadurch wird natürlich die Mark-

raumlichtung beträchtlich eingeengt. In den ganz langen Skeletteilen, den beiden größten Femora und dem Humerus von 15 resp. 17 mm Gesamtlänge, tritt auch an den Diaphysenenden der Markknochen bedeutend hervor. Er ist hier streckenweise nicht nennenswert dünner, sondern eher dicker als in der Gegend der Markraumenge und überwiegt bedeutend den Periostknochen. Letzterer verdünnt sich stark nach den Enden zu und zeigt hier sogar völlige Lücken. Es läßt also offenbar in den späteren Stadien der Knochenbildung die Abscheidung von Periostknochen nach, während die Ausbildung des Markknochens zunimmt. Wir haben wenigstens an der äußeren Oberfläche des Periostknochens in der Gegend der Diaphysenenden keine Anzeichen von Resorptionsvorgängen nachweisen können, auf welche die Durchbrechungen des periostalen Knochenmantels zurückzuführen wären. Gleichzeitig mit der Länge der Skeletteile hat auch die Dicke des Periostknochens zugenommen, wie Messungen der Knochendicke in der Gegend der Markraumenge erkennen lassen. Die Grundsubstanz zeigt nur stellenweise deutlich eine Einlagerung von Fibrillenbündeln und daneben eine Zusammensetzung aus dickeren und dünneren, nicht scharf voneinander abgrenzbaren Schichten, die konzentrisch um den Achsenteil herumgelegt scheinen. Diese Zeichnung des Periostknochens ist zu unterscheiden von der scharf begrenzten, engen, lamellären Schichtung des feinfaserigen Markknochens. Das Periost stellt in allen späteren Entwicklungsstadien eine ganz dünne, unselbständige Schicht von lockerem, meist feinfaserigem, zellreichem Bindegewebe dar.

Die Tarsalia bestehen ziemlich lange — bis zu einer Gesamtlänge des Tieres von 86 mm — aus unverkalktem Hyalinknorpel. Sie verändern sich beträchtlich während des etwas langen Zwischenraumes, in dem die Gesamtlänge des Tieres sich nahezu verdoppelt bis auf 162 mm. Innerhalb dieser Wachstumsperiode erhalten die kurzen Elemente sämtlich einen zentralen buchtigen Markraum, dessen Auftreten offenbar eine Knorpelverkalkung vorangeht. Der Markraum enthält Blutgefäße, begleitet von Fettgewebe, und ist mit einer gering ausgebildeten Markknochenauskleidung versehen. Mehrfach glaubten wir auf der dorsalen und plantaren Fläche der Tarsalia eine ganz dünne Schicht von Periostknochen wahrzunehmen. Ob deren Abscheidung vor der Bildung des Markraumes erfolgt, wurde nicht festgestellt. Dieser Bau scheint allen Tarsalia, ganz unabhängig von ihrer Größe, zuzukommen.

2. Salamandrina perspicillata.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 80 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 38 mm; rechte Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Querschnittserie durch Unterschenkel und Fuß, Schnittdicke 25 μ. Die Länge des Tieres beträgt nach Gadow (1901) 3—4 inches = 75—100 mm. Boulenger (1882) gibt die Gesamtlänge des ♂ mit 79 mm, des ♀ mit 100 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake mit 31 resp. 40 mm an. Das vorliegende Exemplar ist demnach etwa ausgewachsen.

Das Femur ist etwa 4,5 mm lang. Es endigt mit zwei Epiphysen, die zum größten Teil aus hyalinem, unverkalktem Knorpel bestehen: nur die tiefsten Abschnitte beider, namentlich aber der

proximalen Epiphyse zeigen eine dunkelblaue Färbung anschließend an die Diaphysen-Epiphysengrenze und sind nicht nur verkalkt, sondern enthalten auch mehrere kleinere oder größere, unregelmäßig geformte Hohlräume. Letztere stellen Ausläufer des in der Achse der Diaphyse gelegenen großen Markraumes dar, die also den Bereich der Diaphyse überschreiten und bis in die basalen Teile der Epiphysen vordringen. Der Diaphysenmarkraum erscheint in einem mittleren engen Abschnitt einheitlich und wird an seinen bedeutend weiteren beiden Endstücken in unregelmäßiger Weise von Bälkchen aus Hartsubstanz durchsetzt, die dann kleinere Räume von verschiedenem Umfang abgrenzen. Aus letzteren gehen weiterhin die in die Epiphysen vordringenden Endausläufer des Markraumes hervor. Die engste Stelle des Markraumes liegt sehr deutlich proximal von der Mitte der Diaphyse und des ganzen Skelettstückes. Hier beläuft sich der Markraumdurchmesser auf etwa 90 μ. Die Lichtung des Markraumes erfüllt ein lockeres, von Blutgefäßen durchzogenes, an großen blasigen Fettzellen reiches Bindegewebe mit vereinzelten Rundzellen. Die Wand der Diaphyse besteht hauptsächlich aus zwei Schichten von Knochen, einer inneren Lage von feinfaserigem, aus feinen Lamellen zusammengesetzten Markknochen und einem äußeren Mantel von ziemlich derbfaserigem, nicht recht deutlich lamellös geschichteten Periostknochen. Zwischen beiden Knochenarten findet sich nur an den äußersten Enden der Diaphyse eine ganz dünne Schicht von dunkelblau gefärbtem, verkalktem Knorpel. Dieser hängt kontinuierlich mit dem Epiphysenknorpel zusammen und entsendet auch einzelne kleine, in die Markraumlichtung vorspringende Bälkchen, die entweder verkalkt oder undeutlich sklerosiert resp. mit einer dünnen Lage von Markknochen überkleidet sind. Die Unterscheidung von sklerosiertem Knorpel und von Markknochen ist stellenweise nicht möglich, wo an den relativ dicken Schnitten dünne Schichten beider Hartsubstanzen direkt aneinander grenzen. Der Markknochen bildet eine kontinuierliche Auskleidung des Markraumes, besitzt im mittleren Teil der Diaphyse eine ganz ansehnliche Dicke von im Mittel etwa 20 μ, wird gegen die Enden hin dünner, setzt sich aber auch in die Epiphysenmarkräume fort und fehlt nur in deren äußersten Ausläufern. Es scheint, daß in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze der periostale Knochenmantel nicht ganz vollständig ist und hier und da der Markknochen bis zur Oberfläche des Skeletteiles sich ausdehnt. An den Diaphysenenden ist die periostale Knochenschale sehr dünn. Sie besitzt ihre größte Dicke in der Gegend der engsten Markraumstelle, also proximal von der Diaphysenmitte, und hat hier einen Durchmesser von ca. 75 μ. Dieser Stelle entspricht ein geringster Durchmesser des Achsenteiles im Betrag von 130 μ. Die Zahl der Gefäßkanäle ist gering, ebenso wie ihre Weite und Länge. Ein einziger radiärer Kanal entspricht der engsten Markraumstelle. In ihn setzt sich nur auf eine ganz kurze Strecke die Markknochenauskleidung fort. Ferner finden sich einige wenige Kanäle (anscheinend nur je zwei bis drei) in der Gegend der Diaphysenenden. Ihre Verlaufsrichtung ist ebenfalls quer oder schräg gegen die Diaphysenmitte zu gerichtet. Einer dieser Kanäle an der proximalen Diaphysen-Epiphysengrenze fällt vielleicht ganz in das Gebiet der Epiphyse und wäre dann dieser allein zuzurechnen. Eine Ossifikationsgrube ist deutlich zu erkennen, insofern das Ende

der periostalen Knochenschale in eine schwache Rinne des Epiphysenknorpels sich einlagert und außen von einer relativ selbständigen, derben Bindegewebsschicht überdeckt ist, deren Fasern in den Epiphysenknorpel übergehen. In den mittleren Teilen der Diaphyse wird das Periost repräsentiert durch eine ganz dünne, nicht scharf abgrenzbare, lockere Bindegewebslage mit ziemlich zahlreichen ovalen Kernen. Ein starker seitlicher Fortsatz des Femur stimmt in seinem Bau mit dem Hauptteil des Knochens überein. Er endet mit einer knorpeligen Epiphyse und umschließt eine Abzweigung des in der Diaphysenachse enthaltenen Markraumes.

Der Bau der beiden Unterschenkelknochen ist dem des Femur sehr ähnlich. An der Tibia sind die an die Diaphyse grenzenden tiefsten Teile der Epiphysen ebenfalls verkalkt. In diese dringen proximal kleine Ausläufer des großen Diaphysenmarkraumes in beschränktem Umfang ein, während dieselben distalwärts kaum die Diaphysen-Epiphysengrenze überschreiten. Der Diaphysenmarkraum ist in einem längeren mittleren Abschnitt einheitlich und wird in seinen beiden breiteren Endstücken durch einzelne dünne Bälkchen, die aus verkalktem resp. sklerosiertem Knorpel und feinfaserigem Knochen sich aufbauen, in Unterabteilungen zerlegt. Die engste Stelle des Markraumes scheint etwas distal von der Mitte des Skelettteiles gelegen zu sein. Eine genaue Feststellung ist nicht möglich, da die Schnitte nicht exakt quer geführt sind. Die Markraumlichtung erfüllt ein lockeres, feinfaseriges, gefäßführendes Bindegewebe als Träger nicht sehr zahlreicher dunkler, runder Kerne, vereinzelter mehrkerniger Riesenzellen und blasiger Fettzellen in größerer Anzahl. Die dünne Wand der Diaphyse wird hauptsächlich von feinfaserigem Markknochen und nicht sehr ausgeprägt grobfaserigem Periostknochen gebildet. Verkalkter Diaphysenknorpel hat nur sehr geringen Anteil daran. Er fehlt gänzlich in einem längeren mittleren Abschnitt der Tibia und schiebt sich nur an den beiden Enden auf eine kurze Strecke als ganz dünne Schicht zwischen die beiden Knochenarten ein. Der Periostknochen ist nur in der Gegend der Diaphysenmitte einigermaßen ansehnlich ausgebildet. Er entsendet hier auch mehrere longitudinal verlaufende leistenförmige Vorsprünge von wechselnder Höhe. Nach den beiden Enden zu nimmt die Dicke des Periostknochens stark ab, und nahe der Diaphysengrenze erscheint die periostale Knochenschale mehrfach unterbrochen, so daß hier der Knorpel und anscheinend auch der Markknochen direkt an die Oberfläche des Skeletteiles gelangt. Der Markknochen ist in dieser Gegend relativ sehr stark entwickelt. Er bildet eine vollständige Auskleidung des Markraumes, tritt aber im mittleren Diaphysenteil gegenüber dem Periostknochen sehr zurück, während er nach den Enden hin stark überwiegt. Es scheint, als ob die Ausbildung des Markknochens proximal noch etwas stärker wäre als distal. Eine größere Anzahl von Gefäßkanälen verteilt sich anscheinend ohne eine bestimmte Gruppierung auf die ganze Oberfläche der Diaphyse. Sie sind alle kurz, mäßig weit und im ganzen radiär gerichtet. In der distalen Hälfte des Skeletteiles fielen mehrfach kleine, von Bindegewebe erfüllte Grübchen an der Oberfläche des Periostknochens auf, die aber nicht bis zum Markraum vordringen und öfters auch mehrkernige Riesenzellen einschließen. Offenbar handelt es sich um Anfangsstadien von Gefäßkanälen.

An der Fibula besteht die proximale Epiphyse gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel. Dagegen überschreitet distal der die Diaphyse durchziehende Markraum mit einigen kleinen Ausläufern die Diaphysengrenze und dringt mit diesen nur auf eine ganz kurze Strecke in den verkalkten tiefsten Teil der Epiphyse ein, die im übrigen massiv von unverkalktem Hyalinknorpel gebildet wird. Die Diaphyse verhält sich ganz ähnlich wie an der Tibia. Der Markraum ist in seinem mittleren Teil einheitlich, an den beiden Enden von Knorpel- resp. Knochenbälkchen durchsetzt. Seine im ganzen dünne Wand besteht aus einer inneren Lage von Markknochen und einer äußeren Schicht von Periostknochen. Zwischen beiden findet sich nur an den beiden Enden des Skeletteiles ein dünner Streif von verkalktem Diaphysenknorpel, der im mittleren Diaphysenabschnitt völlig fehlt. Der Periostknochen ist im ganzen in der Gegend der Diaphysenmitte am stärksten und an den Enden schwächer. Umgekehrt verhält sich der Markknochen. Der periostale Knochenmantel zeigt hier und da Unterbrechungen, namentlich an den Enden des Skeletteiles, aber auch im mittleren Abschnitt, so daß stellenweise der verkalkte oder sklerosierte Diaphysenknorpel oder vielleicht auch der Markknochen an die Oberfläche tritt. Das mittlere Stück trägt mehrere längsverlaufende Leisten von verschiedener Höhe. Sie werden alle von Periostknochen gebildet. Die Lage der engsten Markraumstelle zur Länge des ganzen Skeletteiles resp. der Diaphyse läßt sich nicht genau bestimmen, scheint sich aber proximal von dessen Mitte zu befinden. Eine größere Zahl von Gefäßkanälen verteilt sich über die ganze Oberfläche der Diaphyse. Die meisten sind kurz und nicht weit, bei annähernd radiärem Verlauf. Nur ein Kanal dehnt sich über eine größere Zahl von Querschnitten aus. Er ist sehr weit und zieht von distal-außen nach proximal-innen schräg durch die Diaphysenwand der engsten Markraumstelle zu. Bei dem Mangel an Fettzellen im ganzen Gewebe des Unterschenkelquerschnittes erscheint sehr auffällig eine kompakte Ansammlung von Fettzellen im proximalen Abschnitt des Interstitium interosseum der beiden Unterschenkelknochen, dort, wo diese ziemlich nahe nebeneinander liegen. Distalwärts wird der Raum zwischen der Tibia und Fibula weiter, und die Fettzellen verschwinden.

Die acht vorhandenen Tarsalia stimmen trotz sehr verschiedener Größe darin überein, daß sie nur auf ihrer Oberfläche an größeren oder beschränkteren Stellen einen dünnen Ueberzug von unverkalktem Hyalinknorpel tragen. Die tieferen Knorpelteile sind dunkelblau gefärbt und verkalkt. Das Zentrum jedes dieser Skelettstücke nimmt ein relativ sehr umfangreicher Markraum ein, der teilweise einheitlich, teilweise von Hartsubstanzbälkchen durchsetzt ist. Seine Ränder erscheinen vielfach sehr unregelmäßig gebuchtet. Die Wand ist stellenweise auf eine ganz dünne Schicht reduziert, deren histologischer Charakter nicht mit Sicherheit erkannt werden kann. Die den Markraum umschließenden Knorpelteile sind verkalkt oder sklerosiert. Streckenweise besteht eine dünne Auflagerung von Markknochen. Ein Ueberzug von periostaler Knochensubstanz ist auf der dorsalen und plantaren sowie auch der Außenfläche der meisten Tarsalia in ganz dünner Schicht nur selten mit Sicherheit zu erkennen. Der Inhalt der Markräume ist derselbe wie in den übrigen Knochen der unteren Extremität. Die Zahl und Lage der Gefäßkanäle, die nicht weit und ganz kurz sind, wechselt. Die Zahl

schwankt zwischen 1 und 8 und scheint in gewisser Abhängigkeit von der Größe des Skeletteiles zu stehen. Die Außenmündung liegt meist dorsal, kann sich aber auch plantar oder am medialen resp. lateralen Fußrand befinden.

Die vier Metatarsalia bieten auf den Quer- resp. Schrägschnitten sehr eigentümliche Bilder dar (vgl. Textfigg. 127—130). Diese rühren davon her, daß auch hier wie an den Unterschenkelknochen der mittlere Diaphysenabschnitt mehrere längsverlaufende, aus Periostknochen aufgebaute Leisten von wechselnder Höhe trägt. Die Epiphysen bestehen massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel. Durch die Diaphyse zieht sich ein einheitlicher Markraum bis zur Epiphysengrenze. Er ist in seinem mittleren Abschnitt sehr eng,

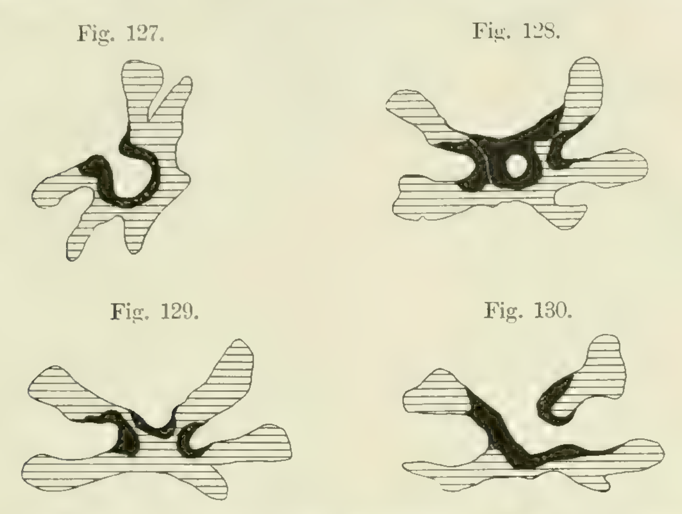


Fig. 127. Salamandrina perspicillata, Metatarsale II. Nicht ganz exakter Querschnitt durch die Gegend der Diaphysenmitte, Schema. Vergr. 115 : 1.

Fig. 128—130. Salamandrina perspicillata, Metatarsale III. Querschnitte aus einer Serie, Schemata. Vergr. 115 : 1.

namentlich im Metatarsale III. Der Diaphysenknorpel ist außerordentlich gering entwickelt, der Markknochen aber auch hier wie in den anderen Skelettstücken sehr wohl ausgebildet. Die Gefäßkanäle sind auf den mittleren Diaphysenteil beschränkt und um so zahlreicher, je größer der Knochen ist. Eine größere Zahl kommt vor allem dem Metatarsale III zu, während am Metatarsale I nur drei gezählt wurden. Die Mündungsstellen der Gefäßkanäle liegen zwischen den Basen der Knochenleisten, und an einer Stelle in der Mitte des Metatarsale III, wo sich der axiale Markraum breit nach außen öffnet, hat man ohne den Verfolg der Serie auf dem Querschnitt den Eindruck, als ob hier ein Diaphysenmarkraum ganz fehlt (Textfig. 129). Möglicherweise sind die starken periostalen Knochenleisten teilweise durch Resorption der zwischen ihnen vorhandenen Knochenmasse entstanden.

Der Bau der Phalangen ist in den Grundzügen derselbe wie der der Metatarsalien, und der Befund bleibt, wenn auch distalwärts sich vereinfachend, derselbe bis zu den Endphalangen, die ebenfalls einen Markraum mit mehreren Gefäßkanälen einschließen.

3. Triton vulgaris s. taeniatus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 88 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 42 mm; linke Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm und Unterarm, Längsschnittserie durch Hand, Schnittdicke 20—25 μ. Die Länge dieser Tiere beträgt nach Leunis (1883) 60—75 mm, nach Gadow (1901, p. 123) gewöhnlich 70—80 mm, steigt auch bis 104 mm. Boulenger (1882) gibt die Gesamtlänge bei beiden Geschlechtern mit 83 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake mit 40 mm an. Unser Exemplar ist also jedenfalls nicht nur ausgewachsen, sondern ziemlich groß.

Die beiden Epiphysen des etwa 7 mm langen Humerus haben nur an ihrer Oberfläche einen dünnen Ueberzug von unverkalktem Hyalinknorpel. In der Tiefe zeigen sie eine dunkelblaue Färbung der Grundsubstanz, die demnach verkalkt und in ihren zentralen Teilen eingeschmolzen ist durch gefäßführende Hohlräume, die in größerer Zahl als meist enge Kanäle von dem Diaphysenabschnitt des Humerus her in die Epiphysen eindringen und hier in größerer oder geringerer Entfernung von der Oberfläche blind endigen. Manche von diesen Kanälen stehen auch untereinander in anastomotischer Verbindung und lassen so einen größeren buchtigen Markraum entstehen. Mehrfach erscheinen die Markräume auch fortgesetzt in engere Kanäle, die die knorpelige Epiphysenwand in etwa radiärer Richtung durchsetzen und so die Oberfläche des Skeletteiles erreichen. An der proximalen Epiphyse wurden mehrere solche Kanäle beobachtet, deren Mündungen in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze liegen, an der distalen Epiphyse war ihr Verhalten wegen der Schnittrichtung nicht mit Sicherheit zu ermitteln. Die Markräume und Gefäßkanäle besitzen eine mehr oder weniger vollständige Auskleidung von Markknochen in wechselnder Dicke. Die äußere Abgrenzung des Markknochens gegen den Knorpel bereitet oft Schwierigkeiten, weil die angrenzenden Knorpelpartieen ebenfalls rötlich gefärbt, sklerosiert sind, so daß feinfaseriger Markknochen und sklerosierter Knorpel nicht voneinander getrennt werden können.

Im Innern der Diaphyse ist die Ausdehnung des Markraumes verhältnismäßig gering. Er bildet innerhalb eines mittleren Diaphysenabschnittes einen ziemlich engen, einheitlichen Kanal, der sich dann nach beiden Enden zu etwas erweitert und bald in mehrere, ebenfalls meist enge Unterabteilungen zerfällt; nur distalwärts finden wir einige größere Markräume von unregelmäßiger Begrenzung. Der geringste Durchmesser des Markraumes beträgt 67,5 μ. Er findet sich an einer Stelle, deren Lage sich nicht genau feststellen läßt, da das distale Humerusende nicht bis zu Ende quer geschnitten werden konnte wegen der rechtwinkligen Krümmung im Ellenbogengelenk. Die Markraumenge scheint nach den hier möglichen Berechnungen etwa mit der Humerusmitte zusammenzufallen. Der verhältnismäßig geringe Umfang der Markräume hängt bei diesem Tier wohl teilweise damit zusammen, daß die Auskleidung mit Markknochen eine recht ansehnliche ist. Dadurch erhält der Querschnitt durch die mittleren Teile der Humerusdiaphyse ein sehr kompaktes Aussehen. Die mittlere Dicke des Markknochens beträgt in der Gegend der Markraumenge etwa 30 μ. Nach distalwärts nimmt sie beträchtlich zu, bis auf 90 μ, und zeigt stellenweise so große Unregelmäßigkeiten in ihrer lamellären Schichtung.

daß hier Resorptionsprozesse sich abgespielt haben müssen. Proximal von der Markraumenge nimmt die Markknochendicke wohl im ganzen etwas ab. Sie ist in den verschiedenen Radien des Querschnittes sehr verschieden, entsprechend der unregelmäßigen Form des Querschnittes selbst. Nur dort, wo die Querschnittsform eine rundliche ist, findet sich auch eine annähernd gleichmäßige Markknochenauskleidung. Gegen die Markraumenden in den Epiphysen nimmt die Markknochendicke distal ebenso wie proximal ab. Ein Diaphysenknorpel ist in den beiden Endabschnitten der Diaphyse nachweisbar. Offenbar ist er distal sehr viel umfangreicher entfaltet als proximal. In einem mittleren Diaphysenabschnitt fehlt er gänzlich. Ganz deutlich ist er nur dort zu erkennen, wo seine verkalkte Grundsubstanz sich dunkelblau färbt, während an zahlreichen anderen Stellen eine offenbar sklerotische Umwandlung des Knorpels mit Rötlichfärbung seiner Grundsubstanz eine Unterscheidung vom Markknochen, stellenweise auch von dünnen Lagen periostaler Knochensubstanz schwierig oder sogar unmöglich macht. Letzteres ist namentlich innerhalb der distalen Hälfte der Diaphyse der Fall. Eine Schale von periostalem Knochen, der stellenweise deutlich grobfaserig ist und die bekannte grobe, etwas verwaschene, konzentrische Zeichnung aufweist, umschließt die Diaphyse. Im mittleren Teil der Diaphyse ist der Periostknochen ziemlich dick; nach den Enden hin verdünnt er sich allmählich. Namentlich ist dies in der distalen Hälfte der Diaphyse der Fall. Hier besteht auf längere Strecken hin der Periostknochen nur aus einer ganz dünnen Lage und hier und dort ist er auch gar nicht mehr nachweisbar. In den dadurch gegebenen Lücken tritt der verkalkte oder sklerosierte Diaphysenknorpel, scheinbar auch stellenweise der Markknochen an die Oberfläche des Humerus in direkte Berührung mit der Beinhaut. Innerhalb der proximalen Hälfte der Diaphyse trägt der Humerus zwei sehr stark ausgeprägte Längsleisten an zwei einander gegenüberliegenden Rändern. Die eine derselben ist eine ausschließliche Verdickung der periostalen Knochenmasse, die andere eine Apophyse, die ähnlich dem Humerus selbst gebaut ist, in ihrer Achse eine Abzweigung des großen Markraumes enthält und mit einem knorpeligen Kopf proximal etwas seitlich vom Humeruskopf endigt. An zwei Stellen fiel uns hier eine Eigentümlichkeit auf, die durch die nebenstehenden Abbildungen (Textfig. 131—136)

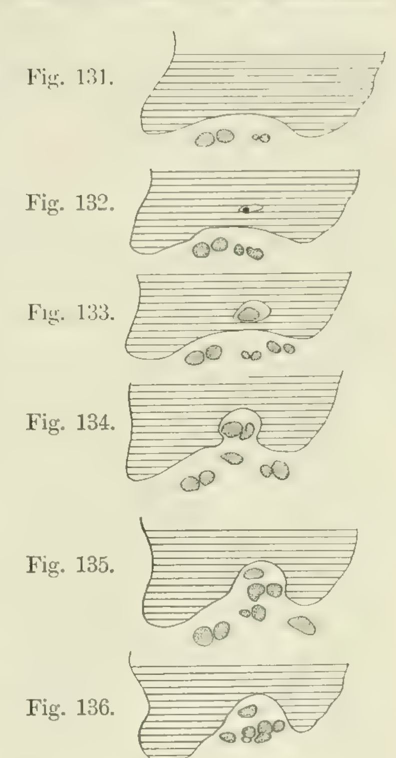


Fig. 131—136. Triton taeniatus, Humerus. Sechs aufeinander folgende Querschnitte aus einer Serie, Einpflanzung von Muskelfasern (punktiert) in die Oberfläche des Periostknochens (schraffiert), Schemata. Vergr. 115 : 1.

veranschaulicht wird. Es handelt sich um die Einpflanzung eines Muskels in eine oberflächliche Grube des Periostknochens, derart, daß eine Muskelfaser sogar ganz tief in die periostale Knochenmasse hineinreicht und auf einem Querschnitt gänzlich von ihr umschlossen sich darstellt. Der Befund kann nur so gedeutet werden, daß die Muskelfasern von dem sich bildenden Knochen in ähnlicher Weise umwachsen werden, wie die aus dem Periost stammenden Fibrillenbündel des grobfaserigen Knochens, die vielfach SHARPEYsche Fasern genannt werden. Die größte mittlere Dicke des Periostknochens liegt in der Gegend der Markraumenge. Sie beläuft sich auf ca. 75 μ. In dieser Gegend besitzt der vom Periostknochen umschlossene Raum seinen geringsten Durchmesser, der sich aus den oben mitgeteilten Zahlen auf ca. 130 μ berechnet. Der Inhalt des Markraumes ist entsprechend dessen geringem Durchmesser vielfach sehr spärlich. Er besteht aus Blutgefäßen, begleitet von lockerem Bindegewebe, in welchem ganz vereinzelte Markzellen, auch Fettzellen und Pigmentzellen zu erkennen waren. Recht reichlich ist die Versorgung der Diaphyse mit Gefäßkanälen, die den Markraum mit der äußeren Umgebung in Verbindung setzen und aus deren anastomotischer Verbindung wesentlich die verschiedenen Abschnitte des Markraumes entstanden zu sein scheinen. Die Gefäßkanäle sind meist von mittlerer Weite, nicht sehr lang, von Markknochen ausgekleidet. Gelegentlich kommt auch ein engerer oder weiterer Kanal vor. Die Verlaufsrichtung der Kanäle ist teils eine quere resp. radiäre, teils eine schräge, derart, daß die Innenmündung der Mitte des Skeletteiles näher liegt als die Außenmündung. Wir unterscheiden zwei Gruppen von Kanälen, die sich je auf das proximale und distale Ende der Diaphyse in ziemlich großer Ausdehnung verteilen. Auch die periostale Längsleiste und die Wand der Humerusapophyse werden von einzelnen Gefäßkanälen durchbohrt. Ein nicht sehr langer mittlerer Abschnitt der Diaphyse, der auch die Markraumenge mitumfaßt, bleibt gänzlich frei von Gefäßkanälen. Das Periost ist in der ganzen Länge der Diaphyse außerordentlich dünn und locker gebaut.

Radius und Ulna zeigen in ihrem Bau größte Uebereinstimmung mit dem Humerus. In die tieferen, verkalkten Teile der Epiphysen dringen von der Diaphyse her meist enge Markkanäle in größerer Zahl ein. Sie sind von einer stellenweise recht dicken Markknochenschicht ausgekleidet, an welche sich oft ohne scharfe Grenze sklerosierter und weiterhin verkalkter Knorpel anschließt. Es scheint, daß die Markraumausläufer in der distalen Epiphyse, namentlich der Ulna, weniger ansehnlich sind als proximal. Einzelne Gefäßkanäle, deren Außenmündungen nahe der Diaphysen-Epiphysengrenze liegen, sind offenbar ausschließlich den Epiphysen zuzurechnen. Nur ein solcher Kanal fand sich an der distalen Epiphyse der Ulna. Der Diaphysenmarkraum ist auch in beiden Unterarmknochen sehr eng, seine Wand verhältnismäßig dick, so daß die Querschnitte die Vorstellung eines recht kompakten Knochenaufbaues erwecken. In einem längeren mittleren Diaphysenabschnitt ist der Markraum einheitlich; nach den beiden Enden zu gliedert er sich in Unterabteilungen, die durch teilweise knöcherne, teilweise knorpelige Scheidewände voneinander getrennt sind. Namentlich umfangreich sind diese Unterabteilungen des Markraumes im distalen Ende des Radius, dessen Querschnitt ein Oval mit sehr stark überwiegender langer Achse darstellt. Der ge-

ringste Markraumdurchmesser ist bei der Ulna 37,5 μ, beim Radius 56,25 μ lang. Er liegt in beiden Knochen sehr deutlich proximal von der Mitte des Skeletteiles. Eine Markknochenschicht von sehr wechselnder Dicke kleidet den Markraum aus. Ihr Durchmesser wechselt nicht nur in der Länge des Skeletteiles, sondern auch in den verschiedenen Radien seines Querschnittes. Oefters ist der Markknochen nur einseitig ausgebildet. Das ist z. B. in der Gegend der Markraumenge im Radius der Fall, wo der Markknochen bis zu 52,5 μ dick ist. An derselben Stelle der Ulna bildet er einen ziemlich gleichmäßigen Ring von etwa 22,5 μ Dicke. Nach beiden Enden der Diaphyse hin nimmt die Dicke des Markknochens zu; namentlich ist dies distalwärts der Fall. Der Diaphysenknorpel ist, wie im Humerus, teilweise verkalkt, teilweise sklerosiert. Er fehlt im mittleren Abschnitt der Diaphyse, besitzt nirgends beträchtlichen Umfang, bleibt aber offenbar in der distalen Diaphysenhälfte vollständiger erhalten als proximal. Der den äußeren Abschluß der Diaphyse bildende Periostknochen läßt an den Einpflanzungsstellen von Sehnen eine sehr grobfaserige Beschaffenheit erkennen. Er ist am dicksten in der Gegend der Markraumenge und hat hier an der Ulna einen mittleren Durchmesser von 40 μ, am Radius von 56,25 μ. Von da aus nimmt er in proximaler, namentlich auch in distaler Richtung beträchtlich an Dicke ab. Am proximalen Diaphysenende der Ulna bildet der Periostknochen mehrere stärker vorspringende Kanten, von denen namentlich eine stärker vorragt, wodurch die Form des Querschnittes eine sehr unregelmäßige wird. In der distalen Diaphysenhälfte ist der Belag mit Periostknochen sehr dünn. Vorzüglich fällt dies an der Ulna auf, wo wir auch Lücken in der periostalen Knochenumhüllung bemerken, so daß die darunter gelegenen Hartsubstanzen, verkalkter und sklerosierter Knorpel, vielleicht auch Markknochen an die Oberfläche gelangen. Das Periost ist überall nur eine ganz dünne Schicht von lockerem Bindegewebe. Die Zahl der Gefäßkanäle ist an beiden Unterarmknochen beträchtlich. An der Ulna zählten wir in der Gegend der proximalen Diaphysen-Epiphysengrenze zwei etwa quer verlaufende Kanäle, die ganz der Diaphyse angehören, und fanden außerdem eine größere Zahl fast über die ganze distale Hälfte der Diaphyse ausgedehnt. Alle diese Kanäle sind von mittlerer Weite, kurz oder von geringer Länge, von Markknochen ausgekleidet. Sie verlaufen quer oder wenig schräg von außen-distal nach innen-proximal gegen die Diaphysenmitte zu. Der Radius weist drei Gruppen von Gefäßkanälen auf. Einige wesentlich quer verlaufende Kanäle liegen ganz nahe der Diaphysen-Epiphysengrenze am proximalen Ende der Diaphyse. Dann folgt eine längere Strecke, die ganz der Gefäßkanäle entbehrt bis etwa zur Mitte des Skeletteiles. Hier dringen zwei ziemlich weite Kanäle in etwa querer Richtung von außen ein, und eine kurze Strecke weiter distal folgt eine größere Anzahl von Gefäßkanälen, die sich auf eine längere Strecke der Diaphysenoberfläche verteilen und bei mäßiger Weite entweder quer oder schräg von außen-distal nach innen-proximal verlaufen. Die letzteren Kanäle verleihen dem sehr in die Länge gezogenen Oval des Querschnittes durch das untere Diaphysenende eine sehr auffällige, unregelmäßige Gestalt. Der im ganzen sehr spärliche Markrauminhalt hat ein recht indifferentes Aussehen. Er besteht aus Gefäßen, die von wenig lockerem Bindegewebe begleitet sind. Letzteres enthält vereinzelte Fettzellen.

Die Carpalia liegen nicht vollständig in den Schnittserien vor. Wir erkennen, daß zwei Elemente von geringerem Umfang, anscheinend ein Radiale und ein Carpale II, ganz aus Knorpel bestehen. Nur eine ganz schmale Oberflächenschicht ist unverkalkt, während das ganze Zentrum durch dunkelblaue Färbung seine Verkalkung anzeigt. Alle größeren Elemente besitzen einen zentralen, an Größe wechselnden, mit Buchten versehenen, sehr vielgestaltigen Markraum. Dieser enthält ein ähnlich indifferent aussehendes Markgewebe wie die Unterarmknochen. Die Markraumwand ist stellenweise sehr dünn. Sie besteht zu innerst aus einer an Dicke sehr wechselnden Schicht von Markknochen. Diese läßt sich vielfach nach außen nicht scharf sondern gegen den angrenzenden sklerosierten Knorpel. Letzterer scheint öfters auch die Oberfläche des Skelettelementes zu bilden. An mehreren Stellen aber gelang es deutlich, sowohl dorsal wie volar eine Schicht von Periostknochen zu erkennen, die bald eine einheitliche Platte darstellt, bald aus mehreren isolierten Stücken besteht. Die Dicke dieser Knochenplatte ist überall gering, ihre grobfaserige Beschaffenheit nirgends ausgeprägt. Die zentralen Markräume der Carpalien öffnen sich nach außen durch eine mit der Größe der Skelettstücke zunehmende Zahl von Gefäßkanälen, die vorwiegend offenbar dorsal, nicht selten aber auch volar ausmünden. Sie sind kurz und mäßig weit.

Die Metacarpalien und einzelne Phalangen haben völlig knorpelige Epiphysen. Der Diaphysenknorpel scheint wenigstens in Resten durch die ganze Länge des Skeletteiles erhalten zu sein. Teilweise ist er eingeschmolzen durch einige Gefäßkanäle, die an verschiedenen Stellen der Oberfläche eindringen und durch Anastomosenbildung einen kleinen engen Markraum herstellen. Dieser ist wie die Kanäle von dünner Markknochenschicht ausgekleidet. Der angrenzende Knorpel ist sklerotisch verändert. Der periostale Knochenmantel hat nur geringe Dicke, namentlich an den Phalangen. Andere Phalangen im zweiten Strahl bestehen noch völlig aus Knorpel, der im Diaphysenteil verkalkt ist und einen nur ganz dünnen Mantel von Periostknochen besitzt. Dieser fehlte an der Grundphalanx II gänzlich.

4. Triton pyrrhogaster.

Material: Ein Exemplar, Gesamtlänge 110 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 57 mm: Fixation Zenkersche Flüssigkeit; linke Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm und Unterarm, Längsschnittserie durch Hand, Schnittdicke 25 μ.

Die Gesamtlänge beträgt nach Boulenger (1882) beim ♂ 93 mm, beim ♀ 111 mm, die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 46 resp. 53 mm. Demnach wäre das uns vorliegende Exemplar voll ausgewachsen.

Der etwa 9 mm lange Humerus wird von einem umfangreichen Markraum durchsetzt. Dieser ist in einem nicht sehr ausgedehnten mittleren Abschnitt einheitlich. Nach den beiden Enden hin zerfällt er in zahlreiche Unterabteilungen, die durch Bälkchen und Blättchen von Knorpel- resp. Knochensubstanz in sehr unregelmäßiger Weise gegeneinander abgegrenzt sind. Der Markraum bleibt mit seiner Ausdehnung nicht auf die Diaphyse beschränkt, sondern erstreckt sich auch in beide Epiphysen hinein. Namentlich ist dies proximal der

Fall, während innerhalb der sehr viel breiteren distalen Epiphyse die Ausläufer des Markraumes nur sehr unansehnlich erscheinen. Beiderseits endigt der Markraum mit einer größeren Zahl von einzelnen Kanälen, die, spitz zulaufend, ein blindes Ende besitzen. Teilweise sehr ansehnliche Septen von Knorpel und Knochen scheiden die äußersten Enden des Markraumes voneinander. Im übrigen stellen die Epiphysen Massen von hyalinem Knorpel dar, die in ihren zentralen Teilen, in der näheren Umgebung der Markräume, verkalkt sind, worauf die dunkelblaue Färbung durch Hämalaun hinweist.

Die Diaphyse ist außen abgeschlossen durch eine Schale von periostaler Knochensubstanz. Diese zeigt stellenweise, namentlich an den Ansatzstellen von Muskeln, eine Einlagerung von sehr groben Fasern, die in verschiedenen Richtungen verlaufen, teils longitudinal, teils schräg oder auch radiär. Außerdem besitzt der Periostknochen eine konzentrische Zeichnung durch dunklere, nicht recht scharfe, sondern etwas verwaschen aussehende Streifen, die in sehr wechselnd weiten Abständen der Oberfläche des Knochens annähernd parallel verlaufen, aber auch öfters leichte Abweichungen von dieser Verlaufsrichtung aufweisen. Auffallendere Unregelmäßigkeiten im Verlauf der konzentrischen Linien sind bemerklich in den tiefsten Teilen der dicken Periostknochenschicht um den mittleren Diaphysenabschnitt. Es ist nicht deutlich sichtbar, wie weit hier Resorptionen stattgefunden haben. Die Knochenhöhlen sind sehr groß, nur teilweise entsprechend der Oberfläche des Skeletteiles abgeplattet, mit sehr langen und weiten, stark verästelten Ausläufern versehen. Ihre Anordnung ist eine ganz unregelmäßige. Die Dicke der periostalen Knochenschale ist am beträchtlichsten im mittleren Teil der Diaphyse; nach den Enden der Diaphyse hin wird sie immer geringer, und gleichzeitig nimmt der Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes bedeutend zu. Die größte mittlere Dicke des Periostknochens beläuft sich auf 150 μ. Wir beobachten sie in einer Gegend, die sehr deutlich proximal von der Mitte des Skeletteiles gelegen ist. Noch viel größer ist die Dicke einer einseitig ausgebildeten, sehr ansehnlichen periostalen Längsleiste, die sich auf eine kurze Strecke nahe dem proximalen Ende der Diaphyse an dieser entlang zieht. Sie liegt gerade entgegengesetzt einer starken knorpeligen Apophyse, die ebenfalls das proximale Ende des Humerus auszeichnet und viel weiter proximalwärts vorragt als die periostale Längsleiste. Die Verdünnung der periostalen Knochenschicht nach den Diaphysenenden zu ist namentlich distal sehr stark. Hier kommen völlige Durchbrechungen, Lücken, in dem Knochenmantel vor. Der den Humerus durchsetzende Markraum ist in seinem mittleren Abschnitt relativ eng und einheitlich, nach den beiden Enden zu wird er immer weiter und zerfällt in kleinere und größere Unterabteilungen von sehr unregelmäßiger Form, die durch Bälkchen von Knorpel und Knochen gegeneinander abgegrenzt sind. Letztere sind besonders in der distalen Humerushälfte sehr reichlich vorhanden. Die engste Stelle des Markraumes liegt proximal von der Mitte der Diaphyse und des ganzen Skeletteiles, ungefähr in der Gegend der größten Dicke des Periostknochens. Der Durchmesser beläuft sich hier auf 42 μ. Den Inhalt des Markraumes bildet ein lockeres, feinfaseriges, von Blutgefäßen durchzogenes Bindegewebe mit zahlreichen großen, blasigen Fettzellen. Dazwischen wurden vereinzelte mehr-

kernige Riesenzellen beobachtet, aber keine Elemente des roten Knochenmarkes. Eine wechselnd dicke Schicht von Markknochen bildet eine ziemlich vollständige Auskleidung des Markraumes. In der Gegend der engsten Markraumstelle, also proximal von der Diaphysenmitte, beträgt die Dicke des Markknochens im Mittel etwa 40 μ, so daß demnach der gesamte Achsenteil des Humerus an seiner engsten Stelle einen Durchmesser von ca. 120 μ besitzt. Der Markknochen enthält niemals gröbere Fibrillenbündel, ist also der feinfaserigen Knochensubstanz zuzurechnen. Er ist ausgezeichnet durch eine scharf konturierte, sehr dicht gelagerte konzentrische Streifung und seine Knochenhöhlen sind in ausgeprägterer Weise als die des Periostknochens entsprechend der Oberfläche der Knochenlage abgeplattet, auch wohl mit weniger zahlreichen und weniger ansehnlichen Ausläufern versehen. Im einzelnen kann die Unterscheidung der beiden Arten von Knochenhöhlen unmöglich sein. Die Dicke der Markknochenschicht nimmt von der Gegend der Markraumenge proximalwärts langsam ab, distalwärts aber anfangs zu, so daß sie hier Durchmesser bis zu 60—70 μ erreicht. Innerhalb der distalen Hälfte des Humerus zeigt auch die konzentrische Schichtung eine sehr unregelmäßige Anordnung, woraus wir schließen können, daß hier Resorptionen und Neubildungsprozesse auch im Bereich des Markknochens sich abgespielt haben. Gegen die Enden der Diaphyse zu wird die Dicke des Markknochens sowohl proximal wie distal beträchtlich geringer, und in die gegen die Epiphysen vordringenden Ausläufer des Markraumes setzt sich die Markknochenauskleidung nur in dünner Schicht auf eine kürzere Strecke fort, so daß sie in den blinden, zugespitzten Enden dieser Ausläufer fehlt. Nicht überall läßt sich der Markknochen deutlich nach außen hin abgrenzen. Dies ist meist dort der Fall, wo er sich an eine Schicht von Knorpel anlagert, die nicht verkalkt, also mit Hämalaun dunkelblau gefärbt, sondern sklerosiert ist und mit Boraxkarmin und Eosin sich rötlich färbt. Eine solche Umwandlung des Knorpels besteht nicht bloß in den Epiphysen in unmittelbarer Umgebung der Markräume, sondern auch in den im Bereich der Diaphyse erhalten gebliebenen Resten der ursprünglichen knorpeligen Anlage des Skeletteiles, dem Diaphysenknorpel. Letzterer ist repräsentiert durch zwei sehr dünnwandige Hohlzylinder, die an den beiden Enden der Diaphyse sich von der Epiphyse her zwischen Periost- und Markknochen einschieben. Distal sind diese Knorpelreste ganz offenbar viel ansehnlicher als proximal. Inwieweit sklerosierter Diaphysenknorpel oder Markknochen in den am distalen Diaphysenende vorkommenden Lücken der periostalen Knochenumhüllung an die Oberfläche tritt, läßt sich nicht entscheiden. Eine sehr beträchtliche Zahl von Gefäßkanälen führt dem Markraum von außen die Gefäße zu. Wir zählten im ganzen 39 Außenmündungen von Gefäßkanälen. Von diesen liegen 11 proximal von der engsten Markraumstelle und 28 distal davon. Der mittlere, schlanke Teil der Diaphyse ist relativ arm an Kanalmündungen, die sich hauptsächlich an den Diaphysenenden, und zwar namentlich distal, anhäufen. Wir konnten aber nicht bemerken, daß Mündungen über einen längeren Abschnitt der Knochenoberfläche hin völlig fehlten. Alle Kanäle sind mäßig weit und nur von geringer Länge. In der Gegend der Diaphysenenden durchsetzen sie direkt radiär die dünne Markraumwand, während sie im mittleren Diaphysenteil in etwas längerem Ver-

lauf schräg der Gegend der Achsenteilenge zustreben. Stellenweise war hier sehr deutlich zu sehen, wie die Schichtung des Periostknochens von dem Gefäßkanal durchbrochen wird. Alle Mündungen bleiben auf die Diaphyse beschränkt, so daß den Epiphysen keine eigenen Gefäßkanäle zukommen. Die mit der Oberfläche des Periostknochens innig zusammenhängende Beinhaut ist eine ganz dünne zarte Schicht von Bindegewebe, in der wir nahe dem proximalen Diaphysenende einige Riesenzellen zu bemerken glaubten. Letztere waren aber nicht in Lakunen des Periostknochens eingelagert.

Die beiden Knochen des Unterarmes, Radius und Ulna, gleichen sich sehr in ihrem Aufbau. Der ihre Diaphyse durchsetzende Markraum ist zum größten Teil einheitlich und nur an den äußersten Enden, namentlich proximal an der Ulna und distal am Radius, durch Knorpel-Knochenbälkchen in Unterabteilungen gegliedert. In beiden Knochen dringt der Markraum mit kleinen, blind geendigten Ausläufern in die proximale Epiphyse ein, wogegen er distal kaum die Diaphysengrenze überschreitet. Die distale Epiphyse besteht also fast ganz aus unverkalktem Hyalinknorpel. Der Markrauminhalt wird wie am Humerus von Fettgewebe gebildet. Eine Lage von konzentrisch geschichtetem, feinfaserigem Markknochen überzieht die innere Oberfläche des Markraumes und setzt sich auch in dessen Ausläufer nach der proximalen Epiphyse hin fort. Nur die äußersten Enden dieser Markraumausläufer werden direkt von sklerosiertem oder verkalktem Knorpel umwandet. Den äußeren Abschluß der Diaphyse bildet eine Schale von Periostknochen, die im ganzen im mittleren Abschnitt am dicksten ist und nach den Enden hin sich allmählich verdünnt. Sie trägt an beiden Skelettstücken innerhalb der distalen Hälfte eine sehr hohe, aber schmale, stark vorragende Crista interossea. Die beiden Cristae laufen aber nicht direkt aufeinander zu, sondern schieben sich vielmehr nach dorsal- resp. volarwärts in ziemlich großem Abstande aneinander vorbei. Zwischen Periostknochen und Markknochen findet sich an den beiden Enden der Diaphyse je eine dünne Schicht von verkalktem resp. sklerosiertem Knorpel, ein Rest der knorpeligen Anlage des Skeletteiles. An der Ulna ist sehr deutlich zu sehen, daß der distale Teil des Diaphysenknorpels viel länger und umfangreicher ist als der proximale. Die Lage der engsten Stelle des Achsenteiles ließ sich hier nicht genau feststellen, da die Schnittserie nicht exakt quer geführt war. Am Radius besitzt die Achsenteilenge einen Durchmesser von etwa 115 μ. Ueber ihre Lage können keine bestimmten Angaben gemacht werden, da das distale Ende des Radius in der Querschnittserie nicht vollständig vorliegt. Beide Unterarmknochen besitzen eine recht große Zahl von Gefäßkanälen, die sich ziemlich gleichmäßig auf die ganze Oberfläche der Diaphyse mit ihren Mündungen verteilen. Alle diese Kanäle sind von mittlerer Weite und haben nur eine geringe Länge, da sie meist direkt quer, radiär oder wenig schräg in der Richtung von proximal oder distal nach der Gegend der Achsenteilenge zu den Knochenmantel der Diaphyse durchbohren. An der Ulna zählten wir im ganzen 23 Gefäßkanäle. Davon liegen 7 nahe dem starken Olecranon am proximalen Ende der Diaphyse, soweit hier der Diaphysenknorpel reicht, 12 verteilen sich auf den mittleren Diaphysenabschnitt, in welchem der Diaphysenknorpel fehlt und Periost- und Markknochen direkt aneinander grenzen. Die übrigen 4 Gefäßkanäle gehören dem

verhältnismäßig sehr schlanken distalen Abschnitt der Diaphyse an, in welchem wieder Diaphysenknorpel vorhanden ist und der, wie oben bereits erwähnt, den proximalen Teil an Länge überragt. Am Radius konnten wir 28 Gefäßkanalmündungen feststellen. Von diesen kommen 8 auf den schlanken proximalen und 16 auf den sehr breiten, plumpen distalen Teil der Diaphyse. Der mittlere Abschnitt, in welchem kein Diaphysenknorpel vorkommt, ist nur mit 4 Gefäßkanälen ausgestattet. Er bleibt an Länge weit hinter dem entsprechenden Abschnitt der Ulna zurück.

Alle untersuchten Carpalia umschließen mit ziemlich dünnen Wandungen unregelmäßig geformte Markräume, deren Inhalt derselbe ist wie am Humerus und den Unterarmknochen. Eine wechselnde, nirgends beträchtliche Zahl von mäßig weiten, kurzen Gefäßkanälen führt dem Markraum die Gefäße von außen zu. Die Mündungen der Kanäle liegen sowohl dorsal wie volar, anscheinend aber in überwiegender Zahl dorsal. Große Strecken der Markraumwand besitzen einen dünnen Belag von Markknochen. An anderen Strecken grenzt das an Fettzellen reiche Knochenmarkgewebe direkt an den Rest der knorpeligen Anlage der Carpalia. Dieser Knorpel ist entweder verkalkt oder sklerosiert. Nur an der Oberfläche der Carpalelemente ist noch streckenweise eine dünne Schicht von unverkalktem Knorpel erhalten geblieben, die größtenteils als Gelenkknorpel funktioniert. Außerdem bemerkten wir auf der volaren und dorsalen Fläche der Carpalia eine ganz dünne Schicht von nicht deutlich grobfaserigem Periostknochen.

Bei den Metacarpalien, Grund- und Mittelphalangen sehen wir ähnliche Bauverhältnisse wie in den übrigen Röhrenknochen unseres Tieres. Nur bleibt der unbedeutende Markraum auf die Diaphyse beschränkt und dringt nirgends bis in die Epiphysen vor. Vielmehr ist an den Enden der Diaphyse noch ein mehr oder weniger ansehnlicher Knorpelkern vorhanden. Reste der ursprünglichen knorpeligen Anlage sind durch den ganzen Skeletteil hindurch zu verfolgen. Mehrere Gefäßkanalmündungen verteilen sich auf eine längere Strecke im mittleren Diaphysenabschnitt. In den sehr langen Endphalangen ist die knorpelige Grundlage größtenteils erhalten geblieben. Sie wird von einer Kappe vom Periostknochen bedeckt und durch diese hindurch dringt von der Dorsalseite her je ein Gefäßkanal von geringem Umfang bis in die knorpelige Achse ein.

5. Triton (Diemyctylus) torosus.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 140 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 65 mm, offenbar nicht ganz erwachsenes Tier, da nach Gadow (1901) sich die Gesamtlänge bis über 6 inches = 150 mm ausdehnen kann. Nach Boulenger (1882) besitzt das ♂ eine Gesamtlänge von 156 mm, das ♀ von 159 mm, während die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake 67 resp. 69 mm beträgt. Linke Vorderextremität, Querschnittserie durch Oberarm, Längsschnittserie durch Unterarm und Hand, Schnittdicke 25 μ.

Von den beiden Epiphysen des ca. 13 mm langen Humerus besteht die distale gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel, die proximale ist ebenfalls größtenteils massiv und nur in ihren tiefsten, zentralen Teilen nahe dem Beginn der Diaphyse verkalkt. In diesen

verkalkten Teil dringen einige feine, zugespitzte Ausläufer des Diaphysenmarkraumes ein. Sie überschreiten kaum die Diaphysen-Epiphysengrenze. Der Markraum der Diaphyse bildet in deren mittlerem Abschnitt einen einheitlichen Kanal, der an seiner engsten Stelle einen Durchmesser von nur 90 μ besitzt und nach beiden Enden zu sich fortschreitend erweitert. Nahe den Diaphysenenden wird der weite Markraum von mannigfaltigen Knorpel- und Knochenblättchen und -bälkchen durchsetzt und dadurch in zahlreiche weitere und engere Unterabteilungen zerlegt. Die engste Markraumstelle liegt recht erheblich proximal von der Mitte des ganzen Skeletteiles resp. der Diaphyse. Die Lichtung des Markraumes wird durchzogen von Blutgefäßen, die in ein ganz zartes und lockeres, an Fettzellen sehr reiches Bindegewebe eingelagert sind. Den äußeren Abschluß der Diaphyse bildet, wenigstens der Hauptsache nach, eine in der mittleren Gegend enge und dickwandige, nach den Enden zu immer weiter und dünnwandiger werdende Röhre von periostalem Knochen. Diese Knochensubstanz hat stellenweise eine sehr deutlich grobfaserige Beschaffenheit und umschließt sehr ungleichmäßig verteilte, große, unregelmäßige, stark verästelte Zellen. Gelegentlich beobachtet man auch zwei Kerne innerhalb einer Knochenhöhle. Der Periostknochen hat seine größte Dicke in der Gegend des engsten Markraumabschnittes, also proximal von der Mitte der Diaphyse. Der Knochendurchmesser ist nicht nach allen Radien hin gleichmäßig ausgebildet, um so mehr als längs des mittleren Diaphysenabschnittes eine starke von Periostknochen gebildete Knochenleiste sich entlang zieht (vgl. Fig. 137). Die mittlere größte Dicke des Periostknochens läßt sich auf etwa 180—190 μ angeben. Nach innen vom Periostknochen liegt in den beiden Endstücken der Diaphyse eine dünne Schicht von dunkelblau gefärbtem, verkalkten Knorpel. Diese Knorpelschicht nimmt von den Diaphysenenden her nach der Mitte zu allmählich an Dicke ab und fehlt gänzlich in einem nicht unansehnlichen mittleren Abschnitt. Sie ist stärker ausgebildet, d. h. dehnt sich näher an die Diaphysenmitte heran aus, in der distalen als in der proximalen Hälfte des Skeletteiles. Ein vollständiger massiver Knorpelkern besteht an den Diaphysenenden nicht, da die feinen, blind endigenden Ausläufer des großen Markraumes auch distal bis nahe an die Diaphysen-Epiphysengrenze heranreichen. In der unmittelbaren Begrenzung des Markraumes und seiner Verästelung zeigt der Knorpel hier nicht sehr deutlich gefärbte Umwandlungen, die wir als Sklerose bezeichneten.

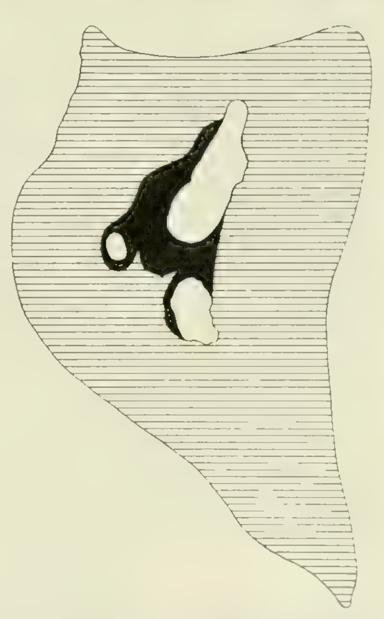


Fig. 137. Diemyctylus torosus. Humerus. Querschnitt durch die Gegend der engsten Markraumstelle. Schema. Vergr. 77 : 1.

Es scheint, daß neben der schalenförmigen Umhüllung der Knorpelzellen und Zellgruppen auch die Form der Zellen selbst sich verändern kann, indem sie aus der kugeligen in eine etwas sternförmig verzweigte übergeht. An den Endabschnitten der Diaphyse, nicht bloß in der Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze, zeigt der periostale Knochenmantel Unterbrechungen. An solchen Stellen tritt dann der verkalkte oder sklerosierte Knorpel direkt an die Oberfläche des Skeletteiles. Vielfach ist es schwierig oder auch gar nicht möglich, den sklerosierten Knorpel abzugrenzen oder zu unterscheiden von der Substanz des Markknochens, der in wechselndem Umfang den größten Teil der Markräume auskleidet. Dieser Knochen hat eine feine konzentrische Zeichnung, sieht im übrigen ziemlich homogen oder ganz feinfaserig aus und enthält meist spindelförmige, entsprechend der konzentrischen Schichtung abgeplattete, aber ebenfalls verästelte Zellen, die sich nicht unbedingt in charakteristischer Weise von denen des Periostknochens unterscheiden. An solchen Stellen, an denen die grobfaserige Beschaffenheit des Periostknochens nicht recht deutlich erkenntlich ist, kann auch die Abgrenzung von Markknochen und Periostknochen gegeneinander große Schwierigkeiten bereiten. Der Markknochen ist im ganzen recht reichlich ausgebildet. Er dehnt sich durch die ganze Diaphyse hindurch aus und fehlt nur in den äußersten Ausläufern des Markraumes, von denen offenbar das weitere Wachstum ausgeht, gänzlich. Auch seine Dicke ist nicht unbeträchtlich, namentlich innerhalb der mittleren Abschnitte der Diaphyse. Hier steigt die Dicke bis auf etwa 40 μ und wohl auch mehr. Der Markknochen erscheint hier auf dem Querschnitt meist als eine geschlossene, ringförmige Auskleidung des Markraumes. Nur in der Gegend der engsten Markraumstelle ist die Markknochenbildung keine so vollständige. Wir finden hier nur einen stellenweisen Wandbelag, dessen Dicke sich auf etwa 25 μ beläuft. Daraus ergibt sich, daß der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Achsenteiles (Markraum und Markknochen) 140 μ beträgt. Die Schichtung des Markknochens ist in den mittleren Diaphysenabschnitten keine gleichmäßige. Es scheinen hier Resorptionslinien vorzukommen, die sich aber nicht scharf abheben. An solchen Stellen, an denen gegen die Diaphysenenden zu der periostale Knochenmantel Unterbrechungen aufweist, kann neben dem bereits erwähnten verkalkten oder sklerosierten Diaphysenknorpel scheinbar auch der Markknochen direkt an die Oberfläche des Skeletteiles herantreten. Die Unterscheidung beider Formen von Stützgewebe ist, wie wir oben schon betonten, stellenweise nicht mit Sicherheit durchzuführen. Die Zahl der Gefäßkanäle, die den Markraum mit der Umgegend in Verbindung setzen, ist beträchtlich. Sie sind deutlich auf drei Gruppen verteilt. Einige mäßig weite, kurze und etwa radiär verlaufende Kanäle finden sich in der Umgebung des proximalen Diaphysenendes. Eine zweite Gruppe von Gefäßkanälen liegt in der Nähe der engsten Markraumstelle. Die Verlaufsrichtung der Kanäle ist eine radiäre oder schräg von beiden Seiten her gegen die engste Markraumstelle gerichtet. Eine dritte besonders umfangreiche Gruppe von Gefäßkanälen sammelt sich in der Umgebung des distalen Diaphysenendes an. Einzelne dieser Kanäle sind sehr eng oder wenigstens mit sehr engen Mündungen versehen, andere haben eine mittlere Weite. Hier und dort begegnen wir auch anastomotischen Verbindungen der Gefäßkanäle untereinander. Ihr Inhalt besteht aus von

Blutgefäßen durchzogenem Fettgewebe, in dem auch gelegentlich mehrkernige Riesenzellen vorkommen. Die Länge der Kanäle ist nur gering, zumal sie meist in radiärer Richtung den Periostknochen durchbohren und nur in geringerer Zahl mehr oder weniger schräg von außen nach innen in distal-proximaler Richtung nach der Diaphysenmitte zu vordringen. Die tiefsten Teile der Gefäßkanäle besitzen auch eine dünne Auskleidung mit Markknochen, die aber selbst in der Gegend der engsten Markraumstelle, wo der vom Gefäßkanal durchbohrte Periostknochen die größte Dicke besitzt, keine große Ausdehnung erreicht. In der der Gefäßkanäle entbehrenden Strecke der distalen Diaphysenhälfte bemerkten wir mehrfach kleine seitliche Abzweigungen des zentralen Markraumes, die sich nach außen in den Periostknochen einsenken und auf den Querschnitten wie Endstücke schräg verlaufender Gefäßkanäle aussehen. Der Verlauf der Serie zeigt aber, daß es sich um kleine Seitenzweige der axialen Lichtung handelt, die nicht bis zur Oberfläche durchbrechen, sondern in größerer oder geringerer Entfernung von dieser blind endigen. Die Beinhaut wird an den beiden Enden der Diaphyse von einem dicht gefügten, mäßig derbfaserigen Bindegewebe mit ziemlich zahlreichen ovalen Kernen in der relativ beträchtlichen Dicke von 20—25 μ gebildet. Im mittleren Abschnitt des Skeletteiles erscheint das Periost ganz zart und locker, als eine nach außen hin nicht scharf abgegrenzte Schicht von ganz geringer Dicke.

Die beiden Skelettstücke des Unterarmes, Radius und Ulna, zeigen denselben Typus des Aufbaues wie der Humerus. Ihre Epiphysen bestehen gänzlich aus unverkalktem Hyalinknorpel. Der im mittleren Abschnitt einheitliche und enge Markraum der Diaphyse wird gegen die Enden zu weiter und von Knorpel- resp. Knochenbälkchen durchsetzt. Er dehnt sich bis gegen die Diaphysen-Epiphysengrenze aus. Der größte Teil des Markraumes wird von einer Schicht von Markknochen ausgekleidet, die in der Gegend der Diaphysenmitte unbedeutend und auch nicht vollständig ist, während sie nach den Enden zu eine mehr gleichmäßige Bedeckung der Innenfläche liefert und dadurch stärker erscheint, ohne irgendwo einen ansehnlicheren Umfang zu erreichen. Nach außen von dem Markknochen folgt eine dünne Schicht von verkalktem Knorpel, die aber in einem nicht ganz kurzen mittelsten Abschnitt der Diaphyse fehlt, gegen die Enden hin immer stärker wird und schließlich in den unverkalkten Epiphysenknorpel übergeht. Innerhalb des dunkelblau gefärbten, verkalkten Diaphysenknorpels sind stellenweise deutliche Merkmale sklerotischer Veränderung zu erkennen. Der in mäßiger Dicke den äußeren Abschluß der Diaphyse bildende, nicht sehr ausgeprägt grobfaserige Periostknochen erhebt sich längs der Ulna zu einer starken, lateralwärts gerichteten Knochenleiste: ob eine solche auch dem Radius zukommt, wird aus den vorliegenden Schnitten nicht ersichtlich. Beide Unterarmknochen sind mit zahlreichen Gefäßkanälen versehen, die von außen her dem axialen Markraum zustreben. Die Kanäle sind alle von mäßiger Weite und kurz, da sie direkt in radiärer oder in wenig schräger Richtung den nirgends beträchtlich dicken Periostknochen durchsetzen. Die schräg verlaufenden Kanäle sind so angeordnet, daß ihre Außenmündung näher den Diaphysenenden, ihre Innenmündung näher der Diaphysenmitte liegt. Die Mehrzahl der Gefäßkanäle gehört anscheinend dem mittelsten

Abschnitt der Diaphyse an und strebt am Radius mit einiger Deutlichkeit radiär oder schräg einem Punkt des Markraumes zu, der etwas proximal von der mathematischen Mitte der Diaphyse liegt. An der Ulna war eine nähere Feststellung der Lage der morphologischen Mitte nicht möglich. Außerdem kommt je eine Gruppe von Gefäßkanälen dem proximalen und dem distalen Ende der Diaphyse zu. An der Ulna scheint namentlich die distale Gruppe umfangreich zu sein, doch erlauben die Längsschnitte keine sichere Bestimmung. Nahe dem proximalen Ende des Radius fiel ein radiär verlaufender Gefäßkanal auf, der einen Seitenzweig in der Richtung proximalwärts gegen die Epiphyse hin entsendet. Dieser Zweig endigt aber blind in der Nähe der Diaphysengrenze, ohne in den Epiphysenknorpel selbst einzudringen.

Die nicht ganz vollständige Schnittserie enthält im ganzen sechs Carpalia. Von diesen besitzen drei, je eines an der Basis des fünften und vierten Fingers und ein zentral gelegenes, relativ geringen Umfang. Sie bauen sich ganz massiv aus Hyalinknorpel auf, der in seinen zentralen Teilen sehr ausgedehnt verkalkt ist, wie aus der teilweise fleckigen, körnigen, dunkelblauen Färbung hervorgeht. Ein weiteres Element, das sich an das distale Ende des Radius anschließt, ist nicht vollständig geschnitten und zeigt in unserer Serie dieselben Verhältnisse wie die drei anderen Carpalia. Ebenfalls nur unvollständig ist das an der Basis des Metacarpale III gelegene fünfte Stück. Es scheint recht umfangreich und zeigt innerhalb seines verkalkten Knorpelkernes mehrere unregelmäßig geformte Markräume von wechselndem Umfang. Diese stehen offenbar untereinander in Zusammenhang und öffnen sich entsprechend der Volarfläche durch einen Gefäßkanal von mäßiger Weite nach außen. Der Inhalt der Markräume besteht aus lockerem, von Blutgefäßen durchzogenen Fettgewebe. An den Wandungen der Markräume ist keine Auskleidung mit Markknochen zu bemerken, und der angrenzende verkalkte Knorpel läßt jede Spur von sklerotischen Veränderungen vermissen. Völlig in unserer Serie übersehbar ist das außerordentlich umfangreiche sechste Carpale, das sich an das distale Ende der Ulna anschließt und einem Ulnare eventuell mit Einschluß des Intermedium entspricht. (Eine nähere Analyse der einzelnen Elemente des Carpus hat dem Ziel unserer Untersuchung fern gelegen, weshalb wir auch auf eine Erörterung der bezüglichen Literatur verzichten.) Die Oberfläche dieses Skelettstückes trägt einen ganz dünnen und nicht ganz vollständigen Ueberzug von unverkalktem Hyalinknorpel. Darunter folgt ein sehr ausgedehnter verkalkter Knorpelkern, der stellenweise bis zur Oberfläche vordringt. An der Volarfläche des Skeletteiles ist mit einiger Deutlichkeit eine nicht sehr ausgedehnte, namentlich recht dünne Schicht von Hartsubstanz nachzuweisen, die anscheinend aus ziemlich feinfaseriger periostaler Knochensubstanz besteht. Spuren eines periostalen Knochenmantels von viel geringerer Ausdehnung wurden auch an der dorsalen Oberfläche bemerkt. In dorso-volarer Richtung wird das große Carpalelement von einem starken Blutgefäß durchbohrt, das in einen anscheinend ebenfalls von periostalem Knochen ausgekleideten Kanal eingebettet ist. Im Zentrum des verkalkten Knorpelkernes findet sich ein umfangreicher Markraum, in den einzelne Knorpelbälkchen einragen und der sich mit mannigfaltig gestalteten Seitenzweigen noch weit in die Peripherie des Skeletteiles

ausdehnt. Er ist ausgefüllt von blutgefäßreichem, lockerem Bindegewebe mit zahlreichen Fettzellen, vereinzelten mehrkernigen Riesenzellen und Rundzellen. Von der Volarfläche her dringt eine größere Zahl nicht weiter Gefäßkanäle in die Tiefe des Skeletteiles ein, und auch an der Dorsalfläche öffnet sich der Markraum durch mehrere kurze Gefäßkanäle. Eine ganz dünne Schicht von feinfaserigem Markknochen kleidet einen großen Teil der Markräume aus. Sie ist oft nicht deutlich mit Sicherheit abzugrenzen gegen sklerotisch veränderte Partieen des benachbarten Knorpels, die aber stellenweise auch recht deutlich als selbständige Erscheinung hervortreten.

Auch die Metacarpalien IV und V besitzen völlig knorpelige, unverkalkte Epiphysen; ein großer Markraum durchzieht die ganze Diaphyse bis an deren Grenze. Er ist in seinem mittleren Teil einheitlich, in seinen beiden weiteren Endabschnitten von Knorpel- resp. Knochenbälkchen durchsetzt. Ihm kommt eine Auskleidung von feinfaserigem Markknochen zu, die in den mittleren Teilen der Diaphyse nicht ganz vollständig zu sein scheint. Hier ist sie freilich nicht recht deutlich zu erkennen, da feinfaseriger und grobfaseriger Knochen auf den Längsschnitten sich nicht überall scharf gegeneinander abgrenzen lassen, soweit sie in der Gegend der Diaphysenmitte direkt miteinander in Berührung stehen, während sie an den Enden durch eine dünne Lage von verkalktem Knorpel geschieden sind. Die Zahl der Gefäßkanäle ist nicht sehr beträchtlich. Sie verteilen sich am Metacarpale IV auf die ganze Oberfläche und bilden am Metacarpale V eine größere Gruppe in der Gegend der Diaphysenmitte; dazu tritt dann noch je ein Gefäßkanal in der Gegend des proximalen und distalen Diaphysenendes. Der erstere entsendet, ähnlich wie an dem Radius, einen kleinen Seitenast gegen die proximale Epiphyse, ohne aber in deren Knorpel selbst einzudringen. Die Kanäle verlaufen von außen nach innen in radiärer oder wenig schräg von den Enden nach der Diaphysenmitte orientierter Richtung. Am Metacarpale IV schien die mit der engsten Markraumstelle und der größten Dicke des Periostknochens korrespondierende morphologische Diaphysenmitte etwas distal von der mathematischen gelegen zu sein.

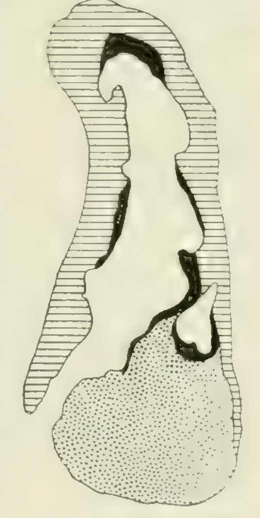


Fig. 138. Diemyctylus torosus, Endphalanx V. Längsschnitt, Schema. Vergr. 77 : 1.

Die Grundphalangen IV und V verhalten sich ganz ähnlich wie die entsprechenden Metacarpalien. An der Grundphalanx V besteht nur eine kleine Gruppe von wesentlich radiär verlaufenden Gefäßkanälen in der Gegend der Diaphysenmitte, während sich über die ganze Oberfläche der ziemlich langen Grundphalanx IV eine größere Zahl von in der Hauptsache ebenfalls radiär gerichteten Gefäßkanälen verteilt. Durch die ganze Achse der Mittelphalanx IV läßt sich eine knorpelige, verkalkte Grundlage in Spuren verfolgen. Zum größten Teil ist sie allerdings aufgezehrt durch ziemlich zahlreiche Gefäßkanäle, die an verschiedenen Stellen der Oberfläche in annähernd radiärer Richtung durch den Periostknochen in den Achsenknorpel

sich einsenken und sich hier zu kleinen, in ziemlich dünner Schicht von Markknochen ausgekleideten Hohlräumen erweitern. Auch in den Endphalangen IV und V (vgl. Textfig. 138) ist noch eine knorpelige Grundlage erkennbar, die von einer periostalen Knochenkappe bedeckt wird. Aber in der Achse auch dieser Skeletteile verbreitet sich ein ziemlich umfangreicher Markraum, der sich durch mehrere Gefäßkanäle sowohl dorsal wie volar öffnet. Auch er besitzt eine, allerdings nicht vollständige, Auskleidung mit Markknochen in relativ dicker Schicht. Sein Inhalt ist derselbe wie in den anderen Skeletteilen desselben Tieres. Verhältnismäßig wenig umfangreich sind kontinuierliche Zusammenhänge der einzelnen Elemente des Handskelettes durch faserknorpeliges Gewebe.

6. Triton (Diemyctylus) viridescens.

Material: ein Exemplar, Gesamtlänge 85 mm, Schnauzenspitze bis Kloake 39 mm; linke Hinterextremität, Längsschnittserie durch Oberschenkel, Querschnittserie durch Unterschenkel, Längsschnittserie durch Fuß, Schnittdicke 25 μ. Die Länge des Tieres beträgt nach Gadow (1901) 100—110 mm. Boulenger (1882) gibt die Gesamtlänge für beide Geschlechter mit 92 mm an, während die Entfernung zwischen Schnauze und Kloake beim ♂ 40 mm, beim ♀ 44 mm beträgt. Danach wäre das vorliegende Exemplar noch nicht ganz ausgewachsen.

Das etwa 6 mm lange Femur endigt mit zwei durchweg aus hyalinem, unverkalkten Knorpel bestehenden Epiphysen. Die Diaphyse besteht aus einem hohlen Zylinder von periostalem Knochen, der neben dünnen Schichten von verkalktem Knorpel und feinfaserigem Markknochen einen großen Markraum einschließt. Letzterer stellt durch den größten Teil der Diaphyse hindurch einen einheitlichen Hohlraum dar und endigt proximal wie distal in nur ganz geringer Entfernung von der Diaphysen-Epiphysengrenze mit einem ziemlich glatten Rand. Das Lumen des Markraumes wechselt. An seiner engsten Stelle besitzt er einen Durchmesser von etwa 90 μ. Diese Stelle liegt sehr deutlich proximal von der Mitte der Diaphyse. Nach den beiden Enden zu wird der Durchmesser des Markraumes allmählich bedeutend größer. Den Inhalt des Markraumes bildet ein lockeres, von Blutgefäßen durchzogenes Bindegewebe mit zahlreichen Fettzellen. Ein sehr großer Teil des Markraumes ist ausgekleidet von einer Schicht feinfaserigen Markknochens, die nirgends eine beträchtlichere Dicke besitzt. In den mittleren Teilen der Diaphyse, namentlich auch in der Gegend des engsten Markraumabschnittes, sind meist grobfaseriger Periostknochen und feinfaseriger Markknochen nicht ganz sicher voneinander zu unterscheiden. Hier beläuft sich die Dicke der Markknochenschicht auf etwa 15—20 μ, woraus sich berechnen läßt, daß der vom Periostknochen umschlossene Achsenteil des Femur (Markraum + Markknochen) einen geringsten Durchmesser von etwa 125 μ besitzt. Leichter ist die Unterscheidung beider Knochenarten an den Endabschnitten der Diaphyse. Hier sind nämlich beide voneinander getrennt durch einen Streifen von dunkelblau gefärbtem, verkalkten Knorpel. Dieser erfüllt an der Diaphysen-Epiphysengrenze die ganze Lichtung des periostalen Knochenzylinders. In ihn dringen die Endausläufer des Markraumes ein. Hier fehlt der feinfaserige Markknochen ganz, und der verkalkte Knorpel grenzt direkt an die

Markraumlichtung. Rötlich gefärbte Höfe um die Knorpelhöhlen herum als Ausdruck sklerotischer Veränderungen des Knorpels sind nur in ganz geringem Umfang nachweisbar. Gegen die mittleren Teile der Diaphyse zu wird die verkalkte Knorpelschicht immer dünner und fehlt dann auf eine gewisse Strecke, die auch die Gegend des engsten Markraumabschnittes mitumfaßt, gänzlich. Offenbar besitzen diese verkalkten Knorpelreste in der distalen Hälfte der Diaphyse eine größere Ausdehnung als in der proximalen. Auch die Dicke des periostalen Knochenmantels schwankt innerhalb beträchtlicher Grenzwerte. Sie ist sehr gering an den Enden der Diaphyse und nimmt gegen die Mitte allmählich zu, aber proximal viel rascher als distal. Sie erreicht in der Gegend des engsten Markraumabschnittes, also proximal von der Diaphysenmitte, eine größte Dicke von im Mittel 110 μ. Durch eine größere Zahl von Gefäßkanälen steht der Markraum mit der äußeren Umgebung des Skeletteiles in Verbindung. In der Gegend der Diaphysenmitte fand sich nur ein kleiner, kurzer Gefäßkanal, der etwas schräg proximalwärts von außen nach innen den Periostknochen durchsetzt. Die übrigen Kanäle verteilen sich auf zwei Gruppen, die je in der Nähe des proximalen oder distalen Diaphysenendes gelegen sind. Alle diese Kanäle sind kurz und von geringer Weite. Sie verlaufen entweder quer oder wenig schräg nach der Diaphysenmitte zu, also vom proximalen Diaphysenende aus in distaler und vom distalen in proximaler Richtung. Eine Ossifikationsgrube ist sowohl proximal wie distal in der bekannten Weise ausgebildet. Im Anschluß an diese bildet das Periost eine relativ ansehnliche Schicht von dichtem, parallelfaserigem Bindegewebe mit ovalen, länglichen Kernen um das Ende der Diaphyse; gegen die Mitte zu aber wird es rasch dünner und stellt hier eine ganz zarte, lockere, nach der Umgebung nicht deutlich abgrenzbare und nur sehr dünne Bindegewebsschicht dar.

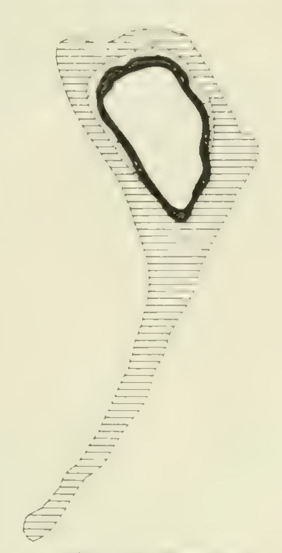


Fig. 139. Diemyctylus viridescens, Fibula. Querschnitt durch den mittleren Diaphysenabschnitt. Vergr. 77 : 1.

Die beiden Skelettstücke des Unterschenkels, Tibia sowohl wie Fibula, sind ausgezeichnet durch eine sehr unregelmäßige Gestalt und einen sehr wenig massiven Aufbau. Die Grundform beider Knochen ist eine im mittleren Abschnitt schlanke Diaphyse, die nach den beiden Enden zu recht beträchtlich anschwillt und durch umfangreiche Epiphysen mit den angrenzenden Skelettstücken in Verbindung steht. Die im Grunde genommen schlanke Gestalt des mittleren Diaphysenteiles wird aber sehr verändert durch die Ausstattung mit mehreren Knochenleisten von wechselndem Umfang (vgl. Fig. 139—146). Eine derselben ist ganz besonders mächtig und ragt von dem freien Seitenrand sowohl der Tibia wie der Fibula so weit vor, daß streckenweise der quere Durchmesser der Diaphyse den der Epiphyse übertrifft. Im Vergleich mit ihrer sehr großen Breite haben diese Leisten nur eine ganz geringe Dicke. Auch in den Grundzügen des Auf-

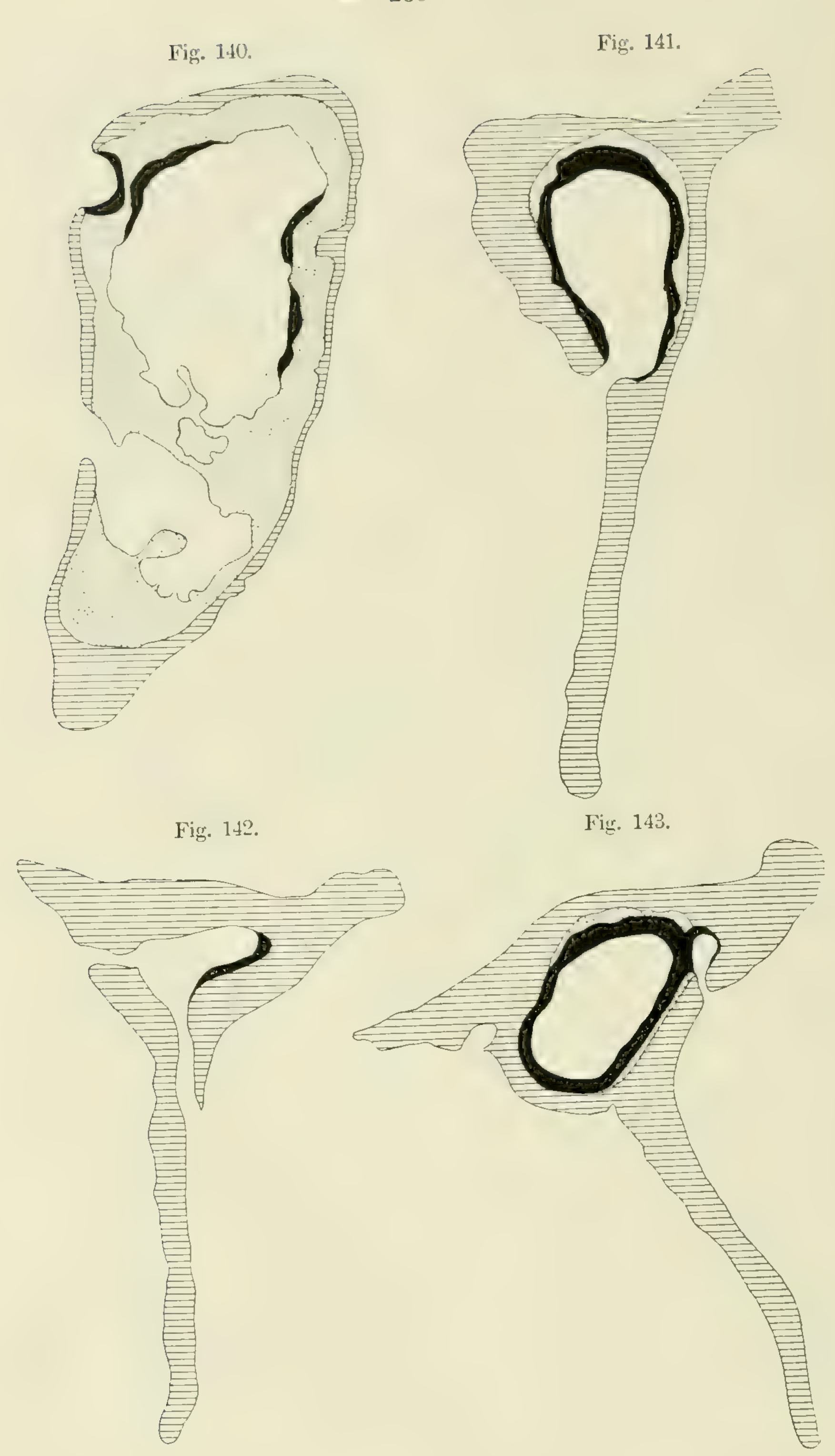


Fig. 140.

Fig. 141.

Fig. 142.

Fig. 143.

Fig. 144.

Fig. 145.

Fig. 146.



baues stimmen Tibia und Fibula miteinander überein. Die Epiphysen bestehen gänzlich aus hyalinem Knorpel, der sich in die von einer periostalen Knochenschale umhüllte Diaphyse hinein fortsetzt. Im Bereich der Epiphysen ist der Knorpel unverkalkt, innerhalb der Diaphyse tritt aber als Ausdruck von Verkalkung eine dunkelblaue Färbung der Grundsubstanz auf, die sich rasch über den ganzen Querschnitt ausbreitet. Den größten Teil der Diaphyse durchzieht ein axial gelegener Markraum, der proximal sowohl wie distal nicht bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze heranreicht,

Fig. 140—146. Diemyctylus viridescens, Tibia. 7 Querschnitte aus einer Serie vom proximalen zum distalen Ende der Diaphyse. Vergr. 102 : 1.

sondern in einiger Entfernung von dieser mit mehreren schlanken, spitzen Ausläufern innerhalb des verkalkten Knorpelkerns der Diaphyse blind endigt. Die Weite des Markraumes ist entsprechend der Grundform des Skelettstückes gering im mittleren Teil der Diaphyse und nimmt nach den Enden hin beträchtlich zu. Hier ist auch seine Lichtung kein ganz einheitlicher Hohlraum, sondern sie wird durch Bälkchen von verkalktem Knorpel und Markknochen in kleinere Unterabteilungen zerlegt. Die engste Stelle des Markraumes entspricht in beiden Unterschenkelknochen etwa der Mitte der Gesamtlänge, oder liegt ganz wenig distal von diesem Punkt. Eine ganz exakte Lagebestimmung ist bei der Schnittführung der Serie nicht möglich. Den Markraum erfüllt ein von Blutgefäßen durchzogenes, ganz lockeres Bindegewebe mit zahlreichen Fettzellen und vereinzelten mehrkernigen Riesenzellen. Die Wandungen des Markraumes gestalten sich in den verschiedenen Teilen der Diaphyse sehr verschieden. Im mittleren, engsten Diaphysenabschnitt besteht die Markraumwandung wesentlich aus grobfaserigem Periostknochen, und nur in geringer Ausbildung findet sich hier ein streckenweiser Belag mit feinfaserigem Markknochen. Gegen die beiden Diaphysenenden zu nimmt die Auskleidung des Markraumes mit feinfaseriger, deutlich lamellöser Knochensubstanz sowohl an Dicke wie an Ausdehnung zu und stellt bald auf dem Querschnitt einen vollständigen Ring um den zentralen Hohlraum dar. Während im mittelsten Diaphysenabschnitt auf eine kurze Strecke gar kein Knorpel vorhanden ist, findet sich an den beiden Enden zwischen Periost- und Markknochen eine Schicht von dunkelblau gefärbtem, verkalkten Knorpel vor, die um so ansehnlicher erscheint, je näher dem Diaphysenende der Querschnitt geführt ist. Diese Knorpellage steht in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem verkalkten Knorpelkern des Diaphysenendes. Sie ermöglicht eine sehr deutliche Unterscheidung der beiden Knochenarten, die im mittleren Diaphysenteil bei Fehlen des Knorpels Schwierigkeiten bereiten kann. An den beiden Enden des Markraumes wird die feinfaserige Knochenauskleidung wieder geringer an Dicke und Ausdehnung. Sie bildet hier keinen vollständigen Wandbelag mehr, sondern beschränkt sich auf einzelne, unregelmäßig verteilte Flecken. Es wird dann der Markraum direkt von verkalktem Knorpel begrenzt, in welchem hier und dort Anzeichen von Sklerose, die Bildung rötlich gefärbter Höfe um einzelne Knorpelzellen oder Gruppen von solchen, sich bemerkbar machen. Auch hier ist die Unterscheidung von sklerosiertem Knorpel und dünnen Schichten feinfaseriger Knochensubstanz oft sehr schwierig. Den äußeren Abschluß der Diaphyse bildet ein Mantel von periostalem Knochen, der in den mittleren Gegenden der Diaphyse am dicksten ist und nach den beiden Enden zu allmählich sich verdünnt. Ausschließlich aus Periostknochen bestehen die leistenförmigen Verdickungen der Diaphyse. An vereinzelten Stellen nahe dem Diaphysenende ist die periostale Knochenschale unterbrochen, so daß anscheinend der feinfaserige Knochen direkt an die Oberfläche des Skeletteiles tritt. Diese Stellen stehen offenbar in nahen Beziehungen zu Gefäßkanälen, die den Markraum mit der äußeren Umgebung des Skeletteiles in Verbindung setzen. Die Zahl der Gefäßkanäle ist in beiden Skeletteilen eine sehr beträchtliche. Sie durchsetzen die Markraumwandungen in annähernd querer Richtung und sind entsprechend der im ganzen geringen Dicke dieser

Wandungen nur ganz kurz. Auch ihre Weite ist meist nicht beträchtlich. An der Fibula verteilen sich die Gefäßkanäle deutlich auf drei Gruppen. Eine kleinere Zahl von Kanalmündungen findet sich an der Oberfläche der Diaphysenmitte. An diese schließt sich auf beiden Seiten eine kurze, kanälchenfreie Strecke, und dann folgen wieder zahlreiche Kanälchen in der Gegend der Diaphysenenden. An der Tibia ist diese Anordnung weniger ausgeprägt. Die zahlreichsten Gefäßkanäle liegen an den beiden Endabschnitten der Diaphyse. Die übrigen verteilen sich auf den mittleren Diaphysenabschnitt anscheinend ziemlich gleichmäßig, ohne eine nennenswerte Strecke zu überspringen. Das Periost ist an den Diaphysenenden relativ dick und besteht aus dicht beisammenliegenden und vorwiegend parallel verlaufenden Bindegewebsfasern mit ziemlich zahlreichen ovalen Kernen. In der Umgebung des mittleren Diaphysenteiles ist die Beinhaut ganz dünn und besteht aus einem lockeren, feinfaserigen Bindegewebe, das sich gegen die Umgebung nicht deutlich abgrenzen läßt. Der Innenfläche des Markknochens liegen einzelne langgestreckte ovale Kerne in einfacher Reihe an.

Die Tarsalia sind ganz massiv aus hyalinem Knorpel aufgebaut. Ihre zentralen Teile sind in weitem Umfang verkalkt, so daß nur eine relativ dünne Oberflächenschicht aus unverkalktem Knorpel besteht. Die Metatarsalien II, III und IV haben in den Grundzügen ihres Baues dieselben Eigentümlichkeiten wie Tibia und Fibula. Die Epiphysen bestehen aus unverkalktem Hyalinknorpel. In der Achse der Diaphyse findet sich ein großer einheitlicher Markraum, dessen Enden nicht bis an die Diaphysen-Epiphysengrenze heranreichen. Seinen Inhalt bilden vorwiegend Fettzellen und vereinzelte Riesenzellen. Die Auskleidung des Hohlraumes mit Markknochen besitzt einen nur geringen Umfang. Verkalkte Knorpelreste ziehen sich entweder durch die ganze Diaphyse hindurch oder fehlen in deren mittelstem Abschnitt auf eine kurze Strecke. Eine größere Zahl von kurzen, queren Gefäßkanälen verteilt sich anscheinend unregelmäßig auf die ganze Oberfläche der Diaphyse. Aehnlich verhält sich die Grundphalanx der mittelsten Zehe, während die Mittelphalanx derselben (vgl. Fig. 147), sowie Metatarsale der ersten und fünften, Grund- und Mittelphalanx der vierten, Grundphalanx der zweiten Zehe von einer kontinuierlichen Knorpelachse durchzogen werden. In diese dringen mehrere Gefäßkanäle ein, die teils selbständig bleiben, teils sich mit benachbarten anastomotisch verbinden, aber nicht zu einem einzigen großen Markraum zusammenfließen. Der Knorpel ist im Bereich der Diaphyse verkalkt und arm an Grundsubstanz, so daß er ein großblasiges Aussehen darbietet. Markknochen ist hier nur in ganz geringem Umfang ausgebildet. Die Endphalangen der drei mittleren Zehen haben eine Grundlage von verkalktem Knorpel, die von einer periostalen

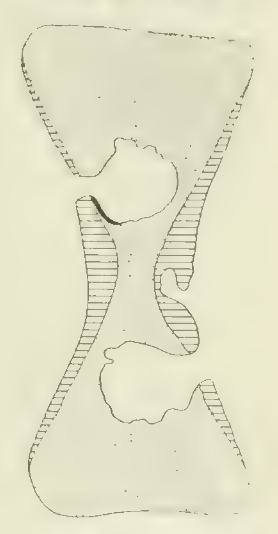


Fig. 147. Diemyctylus viridescens, Mittelphalanx III. Längsschnitt, Schema, aus zwei Schnitten kombiniert. Vergr. 77 : 1.

Knochenkappe bedeckt ist. An zwei Zehen (II und III) dringt ein kleiner Gefäßkanal in das Innere des Knorpels ein und erweitert sich hier zu einem kleinen Markraum, welchem eine Auskleidung mit Markknochen abgeht. Faserknorpelige kontinuierliche Zusammenhänge der einzelnen Skelettelemente des Fußes untereinander kommen hier nur in sehr beschränktem Umfang vor.

Zusammenfassung: Salamandrinae.

Die großen Skelettstücke in den Extremitäten der von uns untersuchten Formen, Femora und Humeri, zeigen trotz beträchtlicher Größendifferenzen viel Uebereinstimmung in ihrem Bau. Die Länge der Femora schwankt zwischen 4 und 15 mm, die der Humeri zwischen 7 und 17 mm. Ueberall wird die Diaphyse in ihrer ganzen Länge von einem Markraum durchzogen, der, in seinem mittleren Abschnitt relativ eng und einheitlich, nach den Enden hin, namentlich distalwärts, sich erweitert und hier von Knorpel- resp. Knochenbälkchen durchsetzt und in Unterabteilungen zerlegt wird. Die engste Markraumstelle finden wir mit alleiniger Ausnahme des Humerus von Triton taeniatus deutlich proximal von der Mitte des Skeletteiles gelegen. Am Humerus von Triton taeniatus war eine genaue Feststellung der Lage der Markraumenge nicht möglich. Sie schien etwa der Mitte des Skelettstückes zu entsprechen. Der Durchmesser der Markraumenge steht in keinem Zusammenhang mit der Größe der Skeletteile und der Tiere. So beträgt der geringste Markraumdurchmesser 90 μ im 4,5 mm langen Femur von Salamandrina perspicillata, im 6 mm langen Femur von Triton viridescens, im 13 mm langen Humerus von Triton torosus und im 15 mm langen Femur eines recht großen Exemplares von Salamandra maculosa; andererseits nur 42 μ im 9 mm langen Humerus von Triton pyrrhogaster, 67,5 μ im 7 mm langen Humerus von Triton taeniatus gegenüber 200 μ im 17 mm langen Humerus von Salamandra maculosa. Dieser auffallende Widerspruch zwischen Größe des Skeletteiles und Weite des Markraumes erklärt sich teilweise aus der mit dem Alter des Tieres wechselnden Dicke der Markraumauskleidung mit Markknochen und aus Resorptionsprozessen, die im Innern des Markraumes eine Rolle gespielt und einen größeren oder geringeren Teil von dessen Wand zerstört haben. Ein Belag von feinfaserigem, deutlich lamellös gebautem Markknochen zieht sich überall durch die ganze Diaphyse hin in mehr oder weniger gleichmäßiger Ausbildung. Mehrfach beobachteten wir eine gewisse Zunahme des Markknochens nach den Diaphysenenden hin, namentlich in distaler Richtung. Die Markknochendicke ist im allgemeinen geringer in kleinen Skeletteilen und bei jugendlichen Tieren, ansehnlicher in großen Skeletteilen und bei reichlich ausgewachsenen Tieren. So beträgt die mittlere Markknochendicke in der Gegend der Markraumenge 20 μ im nur 4 mm langen Femur eines ausgewachsenen Tieres von Salamandrina perspicillata und nur 15—20 μ im 7 mm langen Femur eines jugendlichen Triton viridescens, dagegen 30 μ im ebenfalls 7 mm langen Femur eines recht großen Exemplares von Triton taeniatus. Demgegenüber erscheint es allerdings überraschend, daß die Markknochendicke im 13 mm langen Femur eines ausgewachsenen Triton torosus an der angegebenen Stelle sich auch auf nur 25 μ beläuft. Da-

gegen ist die Dicke des Markknochens sehr beträchtlich bei den ganz großen Skeletteilen der ausgewachsenen Exemplare von Salamandra maculosa. Sie beläuft sich am 15 mm langen Femur auf 80, am 17 mm langen Humerus auf 100 μ. Im Markknochen von Triton pyrrhogaster, torosus und taeniatus waren Zeichen abgelaufener Resorptionsprozesse wahrnehmbar.

Aus dem geringsten Durchmesser des Markraumes und der Dicke des Markknochens in der Gegend der Markraumenge ergibt sich der geringste Durchmesser des gesamten Achsenteiles des Skelettstückes. Dieser berechnet sich in den Humeri und Femora von Triton pyrrhogaster, torosus, viridescens und taeniatus sowie von Salamandrina perspicillata, deren Länge zwischen 4 und 13 mm liegt, während die Gesamtlänge der Tiere zwischen 80 und 140 mm schwankt, übereinstimmend auf 120—130 μ. Im Femur von Salamandra maculosa beträgt dieses Maß 250 μ und im Humerus derselben Form 380 μ. Die beträchtliche Größe des letzteren Maßes erklärt sich, wie wir gesehen haben, aus Resorptionsprozessen im Innern des Markraumes, die offenbar am Femur viel weniger wirksam gewesen sind. Auf jeden Fall besteht zwischen Salamandra und den übrigen untersuchten Salamandrinen ein sehr beträchtlicher Unterschied in dem geringsten Durchmesser des Achsenteiles, der sich nicht völlig aus der Größe der Tiere und Skeletteile erklären läßt, wie ein Blick auf das nicht viel kleinere Exemplar von Triton torosus lehrt.

Ein Mantel von periostaler Knochensubstanz bildet den äußeren Abschluß der Diaphyse. Dieser Knochenmantel ist in den mittleren Abschnitten der Diaphyse am dicksten und läuft von da nach den Enden hin allmählich aus. Die größte Dicke des Periostknochens fällt etwa mit der Markraumenge zusammen. Sie scheint am Humerus im ganzen etwas schwächer zu sein als am Femur und steht in deutlichem Zusammenhang mit der Größe der Skeletteile. Die mittlere Periostknochendicke beträgt in der Gegend der Markraumenge am 4,5 mm langen Femur von Salamandrina perspicillata 75 μ, am 6 mm langen Femur eines jugendlichen Triton viridescens 110 μ und am 15 mm langen Femur von Salamandra maculosa 300 μ, dagegen am 7 mm langen Humerus eines recht großen Triton taeniatus 75 μ, am 9 mm langen Humerus von Triton pyrrhogaster 150 μ, am 13 mm langen Humerus von Triton torosus 190 μ und am 17 mm langen Humerus von Salamandra maculosa nur 150 μ. Auch diese Maße lehren deutlich, daß am Humerus von Salamandra maculosa recht beträchtliche innere Teile des Periostknochens resorbiert sein müssen, woraus sich eine Vergrößerung des Achsenteiles ergab. Die periostale Knochensubstanz zeigt überall hier und dort die Einlagerung grober Fibrillenbündel und außerdem, namentlich in den oberflächlicheren Teilen, eine Zusammensetzung aus ziemlich breiten, nicht deutlich gegeneinander abgegrenzten Schichten. Die Zellen sind recht groß, teilweise unregelmäßig geformt, mit verästelten Ausläufern versehen und ungleichmäßig innerhalb der Grundsubstanz verteilt. Bei allen unseren Präparaten zeigte sich, daß der periostale Knochenmantel Lücken nahe den Diaphysenenden aufweist, die namentlich am distalen Ende zahlreich und weit sind.

Durch diese Lücken des periostalen Knochenmantels treten tiefer gelegene Bestandteile der Diaphysenwand an die Oberfläche des Skeletteiles, in unmittelbare Berührung mit dem Periost. In erster

Linie handelt es sich hier um die Reste des knorpeligen Achsenteils der Diaphyse. Diese Knorpelreste sind an den beiden Enden der Diaphyse noch verhältnismäßig ansehnlich, stehen aber nicht mehr durch die ganze Diaphyse hindurch in kontinuierlichem Zusammenhang, sondern sind in einem mittleren Abschnitt auf eine größere oder geringere Strecke unterbrochen. Diese Lücke entspricht vornehmlich der Gegend der Markraumenge und da diese proximal von der Mitte des Skeletteiles liegt, erscheint der distale Teil des Diaphysenknorpels umfänglicher als der proximale. Alle diese Knorpelreste sind entweder dunkelblau gefärbt, verkalkt, oder mit rötlichen Höfen um die Zellhöhlen herum ausgestattet, sklerosiert. Knorpelsklerose findet sich namentlich im direkten Anschluß an die Markknochenauskleidung des Markraumes, und Markknochen und sklerosierter Knorpel lassen sich hier oft nicht gegeneinander abgrenzen. In erster Linie ist es sklerosierter Knorpel, der durch die Lücken des Periostknochens an die Oberfläche des Skeletteiles tritt. Stellenweise schien es sich aber auch um Markknochen zu handeln. Bei der Schwierigkeit resp. Unmöglichkeit, mit Hilfe der angewandten optischen Hilfsmittel dünne Schichten von sklerosiertem Knorpel und Markknochen voneinander zu unterscheiden, muß die Möglichkeit zugegeben werden, daß eine dünne Schicht von sklerosiertem Knorpel in allen Fällen den Markknochen vom Periost trennt. Wir haben niemals bei Salamandrinen mit voller Deutlichkeit an der Außenfläche der Diaphysenenden mehrkernige Riesenzellen angetroffen, die wir als Osteoklasten hätten ansprechen können. Es fehlt uns demnach ein bestimmter Anhaltspunkt dafür, daß die Lücken des Knochens an den Enden des periostalen Knochenrohres durch Resorption entstanden seien. Wir müssen sie also darauf zurückführen, daß die Ausbreitung des Periostknochens nach der Richtung der Epiphysen hin mit dem Längenwachstum des Skeletteiles nicht überall gleichen Schritt hält und in späteren Entwicklungsstadien der Markknochen viel lebhafter sich vermehrt nach Dicke und Ausdehnung. Markknochen kann sich aber nur bilden an Stellen, wo Knorpel resorbiert wurde, und es erscheint nicht wahrscheinlich, daß an manchen Stellen des in die Länge wachsenden Skeletteiles ein nicht von Periostknochen gedeckter Knorpelabschnitt so völlig zerstört wurde, daß die Abscheidung von Markknochen auf das Periost erfolgte.

Die Reste des Diaphysenknorpels setzen sich an beiden Enden des Skeletteiles kontinuierlich in die Epiphysen fort. Diese sind beide massiv aus unverkalktem Hyalinknorpel gebildet im Femur des nicht ausgewachsenen Triton viridescens. Im Humerus des ebenfalls noch jugendlichen Triton torosus besteht die distale Epiphyse auch noch aus unverkalktem Hyalinknorpel, während die proximale in ihren basalen Teilen verkalkt ist. Das letztere ist auch bei den proximalen und distalen Epiphysen aller anderen von uns untersuchten Humeri und Femora der Fall. In die verkalkten, basalen und zentralen Abschnitte der Epiphysen dringen mehr oder weniger weit Ausläufer des Diaphysenmarkraumes in wechselnder Zahl ein, um dann innerhalb der Epiphysen blind zu endigen. Diese Ausläufer sind am geringsten im Humerus von Triton torosus, nicht sehr ansehnlich im Femur von Salamandra maculosa und Salamandrina perspicillata, am bedeutendsten im Humerus von Triton taeniatus, Triton pyrrhogaster und Salamandra maculosa. Sie fehlen gänzlich

im Femur des jugendlichen Triton viridescens. Hier endigt der Diaphysenmarkraum mit einem ziemlich geraden Rand beiderseits vor der Diaphysen-Epiphysengrenze, so daß das Ende des periostalen Knochenrohres noch proximal wie distal einen geringfügigen massiven Knorpelkern umfaßt. Nach diesen Befunden müssen wir annehmen, daß bei allen Salamandrinen im voll erwachsenen Zustand Markraumausläufer in die verkalkten zentralen Teile der Epiphysen von Humerus und Femur eindringen ganz unabhängig von deren Länge, da wir ja bei Längen zwischen 4,5 und 17 mm wesentlich übereinstimmende Verhältnisse finden. Offenbar erfolgt die Ausdehnung des Markraumes zuerst in proximaler Richtung und ergreift erst in späteren Entwicklungsstadien auch die distale Epiphyse. Die Markknochenauskleidung erstreckt sich auch in die Epiphysen hinein, nimmt hier aber bald ab und fehlt in den äußersten Enden der Markraumausläufer. Das die Gefäße im Innern des Markraumes begleitende Gewebe hat überall denselben Charakter. Es ist ein lockeres, feinfaseriges Bindegewebe, das nicht eigentlich wie Knochenmark aussieht, sondern wesentlich zur Stütze großer, blasiger Fettzellen dient. Dazwischen finden sich vereinzelte Markzellen, mehrkernige Riesenzellen und auch Pigmentzellen. Besonders spärlich und indifferent in seinem Aussehen ist dies Gewebe in den engen Markräumen des Humerus von Triton taeniatus.

Der Markraum erhält seine Gefäße durch eine größere Zahl von Gefäßkanälen, aus deren Verbreitung und Anastomosierung innerhalb des zugrunde gehenden Diaphysenknorpels er auch ontogenetisch hervorgegangen ist, wie uns die Beobachtungen bei Salamandra maculosa lehrten. Die Anordnung der Gefäßkanäle ist an allen von uns untersuchten Humeri und Femora der Salamandrinen dieselbe mit alleiniger Ausnahme der Humeri von Triton taeniatus und pyrrhogaster. Der regelmäßige Befund ist der, daß die Gefäßkanäle auf drei Gruppen sich verteilen, eine proximale, eine distale und eine mittlere. Letztere Gruppe wird vielfach nur durch einen Kanal repräsentiert, der entweder radiär in der Gegend der Markraumenge eindringt, oder nur seine Innenmündung in deren Nähe besitzt, während die Außenmündung mehr oder weniger weit distalwärts verschoben ist, aber wohl meist noch in der proximalen Hälfte des Skeletteiles liegt. In dem kleinen Femur von Salamandrina perspicillata finden sich nahe den beiden Enden der Diaphyse je 2–3 Kanäle, größer ist ihre Zahl bei den übrigen Formen. Sie durchsetzen in radiärer oder etwas schräger Richtung den Periostknochen derart, daß die Innenmündung näher der Markraumenge liegt. Die Kanäle sind alle, entsprechend der geringen Dicke des Periostknochens in dieser Gegend, kurz, bald weiter, bald enger, mit einer geringen Auskleidung von Markknochen versehen. Gelegentlich kommen auch Anastomosen zwischen den Gefäßkanälen vor. Mehrfach fiel es auf, daß die Gefäßkanäle im distalen Abschnitt der Diaphyse resp. in der Umgebung des distalen Diaphysenendes zahlreicher sind als proximal. Einer der Kanäle am proximalen Diaphysenende des Femur von Salamandrina perspicillata gehört vielleicht nicht mehr der Diaphyse, sondern ausschließlich der Epiphyse an. Da der periostale Knochenmantel epiphysenwärts ganz fein ausläuft, ist es auf dem Schnitt bisweilen unmöglich, zu unterscheiden, ob im Anschluß an die verkalkte Knorpeloberfläche noch eine ganz dünne Schicht von

Periostknochen vorhanden ist oder nicht. Am Humerus von Triton taeniatus ist aber ganz deutlich sichtbar, daß mehrere Gefäßkanäle der proximalen Epiphyse ausschließlich angehören. Möglicherweise findet sich auch an der distalen Epiphysengrenze ein solcher Kanal. Im übrigen fehlt dem Humerus von Triton taeniatus ein Kanal im mittleren Diaphysenabschnitt, der auf eine ziemlich kurze Strecke aller Gefäßkanäle entbehrt. Dagegen besteht eine proximale und eine distale Gruppe von Kanälen, die sich nicht auf die unmittelbare Umgebung des Diaphysenendes beschränken, sondern auch auf die angrenzenden Partieen der Knochenoberfläche ausdehnen. In der Verlaufsweise stimmen sie mit den übrigen Befunden überein. Bei Triton pyrrhogaster sind die Gefäßkanalmündungen über die ganze Oberfläche der Diaphyse verteilt, aber an deren beiden Enden in größerer Zahl angehäuft.

Das Periost wird überall durch eine ganz dünne Schicht von wesentlich feinfaserigem, lockerem, zellreichem Bindegewebe dargestellt. Nur an den Enden der Diaphyse, entsprechend der Ossifikationsgrube, ist die Beinhaut etwas dicker, dichter und parallelfaserig. Bei Triton torosus belief sich ihre Dicke hier auf 20—25 μ.

Die Lage der engsten Markraumstelle und der größten Dicke des Periostknochens, das Verhalten der beiden Teile des Diaphysenknorpels und die Anordnung der Gefäßkanäle weisen uns übereinstimmend darauf hin, daß das Längenwachstum des Humerus und Femur vorwiegend am distalen Ende vor sich geht. Dasselbe vollzieht sich durch die Tätigkeit einer Knorpelproliferationszone, die dem Rande der Diaphysen-Epiphysengrenze entspricht, wie wir bei Salamandra maculosa näher feststellten. Das Längenwachstum muß aber eine Beschränkung erfahren durch Verkalkung der basalen Teile des Epiphysenknorpels und deren anschließende Einschmelzung mit Ablagerung von Markknochen. Dem entspricht die Beobachtung, daß wir nur bei ganz oder fast ganz ausgewachsenen Tieren die Ausdehnung des Diaphysenmarkraumes in die Epiphysen wahrnehmen und daß zuerst die langsamer wachsende proximale, später die schneller wachsende distale Epiphyse dieser Veränderung anheimfällt.

T i b i a und F i b u l a sowie R a d i u s und U l n a stimmen in vielen wesentlichen Merkmalen ihres Baues mit Femur resp. Humerus überein. Besondere Beachtung erfordern diejenigen Merkmale, die uns Schlüsse über die vorherrschende Wachstumsrichtung gestatten. Wir fanden die Markraumenge anscheinend proximal von der Mitte des Skeletteiles in den beiden Unterarmknochen von Triton taeniatus, der Ulna von Triton pyrrhogaster und dem Radius von Triton torosus; in der Ulna des letzteren Tieres, dem Radius von Triton pyrrhogaster und in der Fibula von Salamandrina perspicillata war ihre Lage nicht feststellbar. In der Fibula eines jungen Salamandra maculosa lag die Markraumenge in der Mitte des Skeletteiles und ebenso wohl in der Fibula von Triton viridescens. Distal von der Mitte des Skeletteiles fanden wir mehr oder weniger deutlich die Markraumenge in der Tibia von Salamandrina perspicillata, Triton viridescens und einem 75 mm langen Exemplar von Salamandra maculosa. Danach würde also in der Tibia das Wachstum am proximalen Ende sich lebhafter vollziehen als am distalen. Damit würde nicht recht übereinstimmen, daß in der Tibia von Salamandrina der Diaphysenmarkraum sich mit Ausläufern ganz wenig in die verkalkten basalen Partieen der proxi-

malen Epiphyse einsenkt, während die distale Epiphyse nur basal verkalkt ist. Die Markknochenausbildung ist an beiden Enden des Markraumes ansehnlicher als in der Mitte und namentlich proximal beträchtlich, also in dem scheinbar lebhafter wachsenden Abschnitt wie im Femur und Humerus. Der Diaphysenknorpel ist überhaupt nur noch in geringen Resten vorhanden. In den untersuchten Tibien einer jungen Salamandra und eines nicht ausgewachsenen Triton viridescens sind diese Merkmale noch nicht deutlich. Der Markraum hat sich hier noch nicht bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze ausgedehnt und die Epiphysen bestehen noch beide aus massivem, unverkalktem Hyalinknorpel. An der Fibula von Salamandrina perspicillata ist die proximale Epiphyse unverkalkt, die distale dagegen basal verkalkt und von einigen Markraumausläufern in ganz geringer Ausdehnung durchsetzt. Die beiden Unterarmknochen von Triton torosus haben noch ganz massiv knorpelige, unverkalkte Epiphysen, während Radius und Ulna von Triton taeniatus sich ganz ähnlich wie der Humerus desselben Tieres verhalten und in beiden Epiphysen Markraumausläufer einschließen. Diese scheinen proximal ansehnlicher entwickelt zu sein als distal, woraus wir nach den obigen Ausführungen auf ein lebhafteres Wachstum am distalen Ende der Diaphyse schließen können. Bei diesem recht großen Tier ist auch der Markknochen kräftig ausgebildet. Aehnliches beobachteten wir an Radius und Ulna von Triton pyrrhogaster. Hier erstrecken sich Markraumausläufer nur in die proximale Epiphyse deutlich, kaum in die distale Epiphyse. Der Periostknochen bildet mehrfach stark ausgebildete Längsleisten. Er zeigt Durchbrechungen an den Diaphysenenden, an der Fibula von Salamandrina auch im mittleren Abschnitt, so daß hier der Diaphysenknorpel resp. Markknochen an die Oberfläche gelangt.

An den Unterschenkelknochen jugendlicher Salamandra maculosa fanden wir mehrere Gefäßkanäle in der Gegend der Diaphysenmitte, und zwar einen resp. 5 an der Tibia, dagegen 2 an der Fibula. Größer ist die Zahl der Gefäßkanäle bei ausgewachsenen resp. größeren Tieren. Sie zeigten sich ohne bestimmte Anordnung über die ganze Diaphyse verteilt an der Tibia und Fibula von Salamandrina perspicillata, sowie an der Tibia von Triton viridescens und Radius und Ulna von Triton pyrrhogaster, aber doch mit einer gewissen Bevorzugung der Diaphysenenden. In der distalen Hälfte der Tibia von Salamandrina schienen noch mehrere neue Gefäßkanäle in Bildung begriffen. Auf drei Gruppen verteilen sich die Gefäßkanäle an der Fibula von Triton viridescens, den Unterarmknochen von Triton torosus und dem Radius von Triton taeniatus. Diese drei Gruppen sind eine proximale, eine mittlere und eine distale. Die mittlere Gruppe ist gering bei Triton viridescens und im Radius von Triton taeniatus, umfänglich bei Triton torosus, sie fehlt in der Ulna von Triton taeniatus. Mehrfach fiel auf, daß die distale Gruppe besonders stark war, was auf ein Ueberwiegen des Wachstums am distalen Diaphysenende hindeutet. An den beiden Unterarmknochen von Triton taeniatus kommen noch einzelne Kanäle ausschließlich den Epiphysen zu.

Wir kommen endlich zu den Metacarpalien resp. Metatarsalien und Phalangen. Unter diesen finden wir stellenweise noch ganz primitive Verhältnisse. Namentlich ist dies der Fall im zweiten Strahl der Hand eines recht großen Exemplares von Triton vulgaris. Hier

besteht die knorpelige Grundlage der Phalangen noch gänzlich unverändert. Sie ist im mittleren Abschnitt verkalkt und von einer ganz dünnen Schale von Periostknochen umgeben, die auch an einer Phalanx fehlt. Dieser primitive Befund erklärt sich nicht durch die geringe Größe der Skeletteile oder durch die phylogenetische Stellung des Tieres, sondern am ehesten durch die Annahme, daß dieser Strahl das Produkt eines Regenerationsvorganges ist. Außerdem stellten wir eine völlig erhaltene knorpelige Grundlage nur an einigen Endphalangen des Fußes vom jugendlichen Triton viridescens und Salamandra maculosa fest. Der Knorpel trägt eine Kappe von Periostknochen. Gefäßkanäle und Markraum fehlen. Alle übrigen Metatarsalien resp. Metacarpalien und Phalangen erscheinen als verkleinerte Abbilder der größeren, mehr proximal gelegenen Skelettstücke derselben Gliedmaßen. Die knorpelige Grundlage ist mehr oder weniger zerstört durch eindringende Gefäßkanäle und einen aus deren anastomotischer Verbindung hervorgegangenen Markraum. Gelegentlich (Mittelphalanx II von Triton torosus, Metacarpalien und Phalangen von Triton taeniatus und pyrrhogaster) ließen sich Reste des Achsenknorpels durch die ganze Diaphyse hindurch nachweisen. In den Metatarsalien I und V und einigen Phalangen des jugendlichen Triton viridescens konnte man eigentlich nicht von einem Markraum reden, sondern die Knorpelachse erschien noch kontinuierlich durch den ganzen Skeletteil ausgedehnt und nur von einigen Gefäßkanälen durchsetzt. Die Epiphysen bestehen überall aus unverkalktem Hyalinknorpel mit alleiniger Ausnahme des Metatarsale I eines großen Salamandra maculosa. Hier überschritt der Markraum in ganz geringem Umfang die Diaphysen-Epiphysengrenze und drang in die verkalkte Basis der Epiphysen ein. Der Markknochen ist überall gering und auch der Periostknochen nicht stark ausgebildet, sobald nicht an diesem, wie bei Salamandrina, umfangreiche Knochenleisten sich erheben. Die Lage der engsten Markraumstelle konnte meist nicht mit Sicherheit festgestellt werden, weil die Schnitte nicht genau quer oder längs geführt waren. Sie schien aber deutlich distal von der Mitte des Skeletteiles gelegen im Metatarsale II eines erwachsenen Salamandra maculosa und im Metacarpale IV von Triton torosus. Kurze, radiär oder wenig schräg auf die Mitte des Skeletteiles zu verlaufende Gefäßkanäle kommen in wechselnder Zahl und Lage den längeren Elementen des Hand- und Fußskelettes zu. Wir finden mehrere Gefäßkanäle ziemlich gleichmäßig über die ganze Oberfläche der Diaphyse verteilt in den Metatarsalien und Phalangen von Triton viridescens, an den Metacarpalien und Phalangen von Triton taeniatus und pyrrhogaster und an den Elementen des vierten Strahles der Hand von Triton torosus. Mehrere Gefäßkanäle nur im mittleren Abschnitt des Skeletteiles zeigten die Metatarsalia von Salamandrina perspicillata, nur einzelne Kanäle ebenfalls im mittleren Abschnitt die Phalangen desselben Tieres und des fünften Strahles der Hand von Triton torosus. Die verhältnismäßig großen Metatarsalien und Phalangen des ausgewachsenen Salamandra maculosa besitzen nur je einen oder 2 Gefäßkanäle in der Gegend der Diaphysenmitte, während das viel kleinere Metacarpale V von Triton torosus mehrere Gefäßkanäle in der Diaphysenmitte und außerdem je einen am proximalen und distalen Ende der Diaphyse aufweist. Abgesehen von den Befunden am Fußskelett von Salamandra maculosa, lassen sich die Beobachtungen über die Verteilung der Gefäßkanäle an Metacarpalien resp.

Metatarsalien und Phalangen dahin zusammenfassen, daß überall einige Kanäle in der Gegend der Diaphysenmitte vorkommen. Ihre Zahl wechselt im ganzen mit der Größe der Skeletteile. In allen größeren Skelettstücken tritt zu der mittleren Gruppe von Gefäßkanälen noch je eine proximale und distale hinzu. Vielfach sind die Grenzen zwischen den einzelnen Gruppen derart verwischt, daß die ganze Oberfläche der Diaphyse mit Gefäßkanälen besetzt zu sein scheint.

Von den kurzen Elementen des Hand- und Fußskelettes fanden wir die Tarsalia des jugendlichen Triton viridescens noch ganz massiv aus Hyalinknorpel gebildet, dessen zentrale Teile verkalkt sind. Ebenso verhalten sich einzelne, durch geringen Umfang ausgezeichnete Carpalia bei Triton taeniatus und torosus. Alle größeren Carpalia dieser beiden Tiere aber und sämtliche Tarsalia von Salamandrina perspicillata und Salamandra maculosa sowie die Carpalia von Triton pyrrhogaster enthalten in ihrem Inneren einen großen, buchtigen Markraum, an dessen Wand in wechselnder Weise ein Belag von Markknochen vorhanden ist. Vielfach ist der Knorpel sehr stark reduziert. Seine Reste sind teils verkalkt, teils sklerosiert und nur an der Oberfläche in ganz dünner Schicht unverändert. Der Markrauminhalt ist derselbe wie in den übrigen Skelettstücken. Ueberall konnten wir mehr oder weniger deutlich an der dorsalen wie an der plantaren resp. volaren Fläche der Tarsalien und Carpalien einen dünnen Belag von nicht deutlich grobfaserigem Periostknochen nachweisen. Die Markräume sind offenbar durch das Einwuchern von Gefäßkanälen in das verkalkte Zentrum der knorpeligen Carpalia und Tarsalia entstanden. Die Gefäßkanäle münden auf beiden Flächen des Hand- resp. Fußskeletts. Eine bestimmte Regelmäßigkeit läßt sich in dieser Beziehung nicht nachweisen. Die Zahl der Gefäßkanäle scheint etwa der Größe der Skeletteile zu entsprechen, sie wechselt deshalb innerhalb ziemlich beträchtlicher Grenzen. Eine Ausnahme macht nur wieder Salamandra maculosa. Hier finden wir beim vollerwachsenen Tier trotz der Größe der Elemente nur je einen bis 2 Gefäßkanäle, während wir in den kleinen Tarsalia von Salamandrina perspicillata einen bis 8 Gefäßkanäle antreffen. Die Ausbildung von Markräumen in den Tarsalia und Carpalia kommt also offenbar allen erwachsenen Salamandrinen zu. Sie scheint aber stärker ausgeprägt im Fußskelett als im Handskelett, da einzelne Carpalia bei relativ großen Formen davon frei bleiben, während sämtliche, auch die kleinen Tarsalia von Salamandrina perspicillata, der zierlichsten unter den von uns untersuchten Salamandrinenformen, mit Markräumen versehen sind.

Vergleichung.

Der einfachste Aufbau, den wir in den langen Skeletteilen der Urodelenextremität verwirklicht finden, besteht darin, daß ein in seiner Mitte schlanker, an den beiden Enden verdickter Knorpelstab im mittleren Abschnitt verkalkt und von einer Knochenschale umhüllt wird. Die Verkalkung betrifft je nach der Größe des Skeletteiles nur seine Oberfläche oder dehnt sich auch auf den ganzen Querschnitt aus. Sie ist auch verschieden stark in den verschiedenen Gegenden eines Skelettstückes. Die Knochenschale ist das Produkt des den Skeletteil umhüllenden Bindegewebes, des Perichondrium resp. Periosts.

Der einfache Aufbau der langen Skeletteile aus einem knorpeligen Achsenstab und einer Hülle von Periostknochen findet sich als Jugendzustand offenbar bei allen Urodelen. Er wurde von uns beobachtet bei jungen Tieren aus jeder der drei großen Urodelengruppen: Phanerobranchiaten (Proteus), Cryptobranchiaten (Amphiuma), Caducibranchiaten (Salamandra). Dieser Jugendzustand bleibt dauernd erhalten bei fast allen Skeletteilen der Phanerobranchiaten, bei einer größeren Zahl von Skeletteilen der Cryptobranchiaten und verhältnismäßig nur ganz wenig bei den Caducibranchiaten. Unter den Phanerobranchiaten finden wir diesen Zustand in allen Extremitätenknochen von Proteus, Siren, Pseudobranchus und einem mäßig großen, ausgewachsenen Exemplar von Necturus sowie in der Mehrzahl der Skeletteile aus der vorderen und hinteren Extremität eines sehr großen Exemplares von Necturus. Ausgenommen sind nur das Femur und eine Grundphalanx aus der Hand des durch seine ungewöhnliche Größe ausgezeichneten Exemplares von Necturus. Unter den Cryptobranchiaten zeigt das kleinste Tier, nämlich Amphiuma, in fast allen Skeletteilen der vorderen und der hinteren Gliedmaße noch primitive Verhältnisse. Ausgenommen sind nur die Fibula und der Humerus. Bei Menopoma finden wir nur noch wenige Skelettstücke, die in einfacher Weise aufgebaut sind, nämlich die Metacarpalien I, III und IV und außerdem sämtliche Phalangen. Der größte Vertreter der Cryptobranchiaten endlich — Cryptobranchus japonicus — bietet uns kein Beispiel von primitiven Befunden mehr. Wohl aber finden wir solche noch unter den Caducibranchiaten, wenn auch in sehr beschränktem Umfang. Am verbreitetsten sind sie unter den Plethodontinae, und zwar nennen wir hier Ulna, Metacarpalien und Phalangen von Stereochilus, die Metacarpalien und Phalangen von Batrachoseps mit Ausnahme des Metacarpale II, nur einzelne Metatarsalien und Phalangen von Manculus und einige, wenn nicht alle, Endphalangen von Plethodon. Einfacher Aufbau der Skeletteile kommt bei Spelerpes gar nicht vor. Es ist zu bemerken, daß das größte Tier unter den Plethodontinae am wenigsten primitive Befunde erkennen läßt. Im übrigen aber geht die Verbreitung des primitiven Verhaltens unter den Skeletteilen der Plethodontinae nicht parallel der Größe der Extremitäten und der Arten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch hier individuelle Variationen vorkommen. Unter den Desmognathinae finden wir auch bei einer Form, und zwar keineswegs bei der kleinsten — bei D. quadrimaculatus — die Ulna in primitivem Verhalten. Denselben Befund zeigen 2 Metacarpalien und einige Phalangen, während die Metatarsalien, Grund- und Mittelphalangen des Fußes von D. ochrophaeus sowie die Metacarpalien und jedenfalls eine größere Zahl von Phalangen bei D. fuscus und brimleyorum fortgeschrittene Einrichtungen aufweisen. Daß hier, namentlich unter den Endphalangen, auch noch gelegentlich das ursprüngliche Verhalten vorkommen könnte, wie es in den Endphalangen des Fußes von D. ochrophaeus der Fall ist, läßt sich bei der Lückenhaftigkeit unseres Materiales nicht ausschließen. Bei Amblystoma opacum sind es nur wenige Phalangen von Hand und Fuß, die noch einen knorpeligen Achsenstab in völlig ursprünglicher Ausbildung besitzen, und bei dem viel größeren A. mexicanum zeigt kein Element des Handskelettes mehr primitive Verhältnisse. Unter

den Salamandrinae fanden wir einfache Zustände nur in den Phalangen des zweiten Strahles der Hand von Triton vulgaris und in einigen Endphalangen des Fußes von Triton viridescens und Salamandra maculosa. Im ganzen können wir also sagen, daß unter den Caducibranchiaten das primitive Verhalten sich noch am häufigsten unter den Plethodontinae und Desmognathinae findet. Hier wurde es an zwei Tieren noch im Unterarm, an der Ulna, beobachtet, während es sich sonst nur auf das Skelett von Hand und Fuß beschränkt, und zwar bei Salamandrinae und Amblystomatinae ausschließlich auf die Phalangen, während es sich bei Plethodontinae und Desmognathinae auch auf mehr oder weniger zahlreiche Metacarpalien und Metatarsalien ausdehnt. Am schwächsten ist das primitive Verhalten wohl bei den Salamandrinae vertreten. Der Befund am zweiten Finger von Triton vulgaris kann die Folge eines Regenerationsprozesses sein. Die primitiv sich erhaltenden Skelettstücke einer Extremität sind die am weitesten peripher gelegenen und gleichzeitig meist kleinsten. Auch diejenigen Formen, die zahlreichere Beispiele primitiven Verhaltens darbieten, zeichnen sich vor den übrigen innerhalb derselben Familie oder Ordnung in einem gewissen Grade durch ihre geringe Größe aus. Allerdings können auch kleine Tiere, wie unser Beispiel von Salamandrina perspicillata lehrt, sehr fortgeschritten im Bau ihrer Skelettstücke sein. Für einen näheren Zusammenhang zwischen der Größe der Skelettstücke resp. des Tieres und dem mehr oder weniger primitiven Aufbau der Knochen spricht auch das Verhalten der Amblystomatinae. Das kleine Exemplar von Amblystoma opacum zeigt zahlreichere primitive Befunde als das viel größere von A. mexicanum, während man bei diesem gerade nach seiner phylogenetischen Stellung, bei seinem Charakter als persistierender Larvenform, ein stärkeres Beharren auf dem ursprünglichem Verhalten hätte erwarten können. *Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß bei den Caducibranchiaten nur die kleinsten, am meisten peripher gelegenen Skelettstücke noch primitive Verhältnisse aufweisen. Bei den Salamandrinae und Amblystomatinae handelt es sich ausschließlich um Phalangen, bei den Plethodontinae und Desmognathinae auch um Metacarpalien resp. Metatarsalien, ja sogar um die Ulna. Dies ist nicht als eine Folge der phylogenetischen Stellung anzusehen, sondern erklärt sich entweder durch individuelle Variation oder durch noch nicht ganz beendigte Regeneration eines verloren gegangenen Gliedmaßenabschnittes oder endlich durch die geringe Größe der Tiere und der Gliedmaßen. Es ist auffällig, daß die Länge des ersten Gliedmaßenabschnittes (Femur resp. Humerus) im Vergleich zur Gesamtlänge resp. Rumpflänge des Tieres bei den Plethodontinae und Desmognathinae im allgemeinen viel geringer ist als bei den Salamandrinae und Amblystomatinae.*

Die einzelnen Bestandteile eines ganz einfach gebauten langen Skelettstückes zeigen mancherlei Eigentümlichkeiten und Unterschiede bei verschiedenen Tierarten und in verschiedenen Extremitätenabschnitten. Eine Reihe von diesen besonderen Eigenschaften sind für die von uns aufgestellten Fragen von hervorragender Bedeutung und

müssen auch bei der Vergleichung eine zusammenfassende Darstellung finden.

Ein Maßstab für den Zeitpunkt des Einsetzens der periostalen Verknöcherung ist der geringste Durchmesser des knorpeligen Achsenstabes. Dieser findet sich bei jugendlichen Tieren stets in der Mitte der Diaphyse, und da hier zuerst der periostale Knochen auftritt, so ist eine weitere Ausdehnung des Knorpels in der Richtung der Radien ausgeschlossen. Der geringste Durchmesser des knorpeligen Achsenstabes ist also von Beginn der Ossifikation an unveränderlich, zumal der vom Periostknochen umhüllte Knorpel auch noch verkalkt. Je geringer der Durchmesser des Achsenstabes ist, um so früher hat die Ossifikation begonnen, je größer aber der geringste Durchmesser des Achsenstabes sich darstellt, um so später muß die Verknöcherung eingesetzt haben. Bei den zahlreichen Skelettstücken, die im erwachsenen Zustand keinen knorpeligen Achsenstab mehr besitzen, kann der geringste Durchmesser des vom Periostknochen umschlossenen Raumes oder der ihn ausfüllenden Teile so lange ein Anhaltspunkt für den Umfang der knorpeligen Anlage des Skeletteiles bei Beginn der Ossifikation sein, als nicht an der Innenfläche des Periostknochens Osteoklasten ihre Wirksamkeit entfaltet haben und eine nachträgliche Erweiterung des Achsenteiles durch Resorption zentraler Partieen des Periostknochens vorgefallen ist. Dieser Gesichtspunkt muß im Auge behalten werden, wenn wir bei der Vergleichung zunächst feststellen, daß der Durchmesser der engsten Stelle des Achsenteiles in den verschiedenen untersuchten Skeletteilen innerhalb recht beträchtlicher Grenzen schwankt. Er ist innerhalb derselben Extremität stets am kleinsten in den distal gelegenen Skelettstücken und wird proximalwärts allmählich größer. Hier zeigt sich also, daß der geringste Durchmesser des Achsenteiles im Zusammenhang steht mit der definitiven Größe des Skeletteiles, d. h. um so kleiner ist, je kleiner der Skeletteil bleibt und umgekehrt. Einen solchen Zusammenhang zwischen der definitiven Größe des Skeletteiles und dem geringsten Durchmesser des Achsenteiles zeigen bis zu einem gewissen Grade auch die Befunde an den einander entsprechenden Skeletteilen verschiedener Tierarten (vgl. Tabelle 1 und 2). Unter den Phanerobranchiaten ist der Humerus am kleinsten bei Pseudobranchus. Sein geringster Durchmesser des Achsenteiles ist mit 50 μ auch viel kleiner als bei den anderen Formen. Dasselbe gilt für Amphiuma unter den Cryptobranchiaten, für Manculus, Batrachoseps und Stereochilus unter den Plethodontinae. Andererseits ist der geringste Durchmesser des Achsenteiles besonders groß in den sehr langen Skeletteilen derjenigen Cryptobranchiaten, die einen sehr ansehnlichen Umfang erreichen, nämlich Cryptobranchus und Menopoma. Zahlreiche Feststellungen lehren aber auch, daß der geringste Durchmesser des Achsenteiles nicht direkt der definitiven Größe des Skeletteiles entspricht. Er beträgt z. B. 150 μ in dem 11 mm langen Humerus eines etwa ausgewachsenen Proteus und nur 110 μ in dem 16 mm langen Humerus eines knapp erwachsenen Necturus, sogar nur 100 μ in dem 21 mm langen Femur eines sehr großen Exemplares von Necturus. Manche derartige Differenzen können auf nicht ganz zuverlässige Messungen an nicht völlig exakten Querschnitten zurückgeführt werden. Offenbar kommen auch individuelle Unterschiede vor. So fanden wir bei zwei fast gleich großen

Tabelle 1.

Tierart	Gesamtlänge : Rumpflänge in mm	Skeletteil	Länge in mm	Geringster Durchmesser des Markraumes	Dicke des Markknochens an Markraumenge	Größte Dicke des Markknochens	Durchmesser an Achsenteilenge	Größte Dicke des Periostknochens
Phanerobranchiata								
Proteus anguineus I	265 : 185	Humerus	11	0	0	0	150 μ	250 μ
		Femur	11	0	0	0	(150 μ)[1]	(300 μ)[1]
Proteus anguineus II	114 : 77	Humerus	6	0	0	0	150 μ	80 μ
Necturus maculatus I	285 : 195	Humerus	16	0	0	0	110 μ	450 μ
Necturus maculatus II	375 : 260	Femur	21	0	0	60 μ	100 μ	700 μ
Siren lacertina I	500 : 335	Humerus	14	0	0	0	(150 μ)	(480 μ)
		Radius und Ulna	—	0	0	0	70 μ	—
Siren lacertina II	500 : 333	Humerus	16	0	0	0	100 μ	320 μ
		Radius und Ulna	—	0	0	0	90 resp. 82 μ	—
Pseudobranchus striatus	137 : 83	Humerus	2,3	0	0	0	50 μ	26 μ
Cryptobranchiata								
Cryptobranchus japonicus	660 : 470	Femur	45	0	0	150 μ	300 μ	2,5 mm
		Metatarsale III	12	0	0	(50 μ)	(50 μ)	(350 μ)
		Humerus	49	0	0	100 μ	230 μ	2 mm
Menopoma alleghaniense	375 : 248	Humerus	25	0	0	100 μ	275 μ	600 μ
		Femur	23	0	0	(100 μ)	(210 μ)	(650 μ)
Amphiuma means I	500 : 380	Humerus	7	0	0	?	100 μ	160 μ
		Femur	8	0	0	0	(100 μ)	(220 μ)
Amphiuma means II	300 : 212	Humerus	2,5	0	0	0	70 μ	50 μ

Exemplaren von Siren lacertina den geringsten Durchmesser von Radius und Ulna mit 70 und 70 μ resp. 90 und 82 μ. Danach könnte man annehmen, daß bei den Phanerobranchiaten, ausgenommen von Pseudobranchus, in den zwischen 11 und 21 mm langen Femora und Humeri der geringste Durchmesser des Achsenteiles unabhängig von der Größe der Skeletteile und nur in individueller Weise zwischen 100 und 150 μ schwankt. Unter den Cryptobranchiaten haben wir wieder ein Beispiel von individueller Variation des geringsten Durchmessers, der in den Humeri zweier Exemplare von Amphiuma 100 resp. 70 μ mißt. Im übrigen hat nur Amphiuma so geringe Maße. Sie sind sehr viel beträchtlicher bei Menopoma und Cryptobranchus und schwanken hier zwischen 210 und 300 μ, offenbar ohne direkten Zusammenhang mit der definitiven Größe der Skeletteile, wie sich aus dem Vergleich der Humeri von Cryptobranchus und Menopoma ergibt. Die Zahlen bei den Caducibranchiaten sind zum großen Teil an Längsschnitten gewonnen und nur mit Vorsicht verwertbar. Ein gewisser Zusammenhang zwischen definitiver Größe und Durchmesser des Achsenteiles besteht bei Plethodontinae, wie oben bereits erwähnt wurde. Er kommt auch in den relativ großen Zahlen des Humerus von Amblystoma mexicanum zum Ausdruck. Unter den Salamandrinae ist bemerkenswert die große individuelle Variation des geringsten Durchmessers des Achsenteiles

1) Alle eingeklammerten Zahlen sind an Längsschnitten, die übrigen an Querschnitten gewonnen.

Tabelle 2.

Tierart	Gesamtlänge : Rumpflänge in mm	Skeletteil	Länge in mm	Geringster Durchmesser des Markraumes μ	Dicke des Markknochens an Markraumenge μ	Größte Dicke des Markknochens μ	Durchmesser an Achsenteilenge μ	Größte Dicke des Periostknochens μ	Mittlere Dicke der Markraumwand μ
Caducibranchiata									
Desmognathinae									
Desmognathus fuscus	115 : 55	Humerus	5	(200) [1]	(10)	(30)	(220)	(65)	(75)
Desmognathus quadrimaculatus	98 : 60	"	6	(120)	(20—25)	(40)	(160)	(120)	(140)
Desmognathus brimleyorum	111 : 65	"	6	(190)	(30)	(50)	(250)	(110)	(140)
Desmognathus ochrophaeus	75 : 31	Femur	4	(150)	(0)	(20)	(150)	(60)	(60)
Plethodontinae									
Spelerpes ruber	165 : 90	"	9	(150)	(25)	(75)	(200)	(300)	(325)
Manculus quadridigitatus	58 : 24	"	2,75	(55)	0	(30)	(55)	(40)	(40)
Plethodon glutinosus	148 : 73	Humerus	7	(180)	(35)	(60)	(250)	(110)	(145)
Batrachoseps attenuatus I	102 : 46	"	3,5	10	30	60	70	70	100
" " II	75 : 39	"	2,75	(25)	(15)	(40)	(65)	(40)	(55)
Stereochilus marginatus	82 : 43	"	4,5	30	11	23	53	41	52
Amblystomatinae									
Amblystoma opacum	100 : 54	"	7	360	20	30	400	100	120
		Femur	8	(315)	(7)	(12)	(330)	(125)	(132)
Amblystoma mexicanum I	205 : 110	Humerus	15	230	10	30	250	350	360
" " II	190 : 108	Femur	13,5	(530)	0	(25)	(530)	(200)	(200)
Salamandrinae									
Salamandra maculosa I	30 : 17	Humerus	2	0	0	0	(140)	(20)	(20)
" " II	50 : 30	Femur	4	0	0	0	160	50	50
" " III	40 : 24	"	4	230	0	0	230	50	50
" " IV	60 : 38	"	5,5	(230)	0	0	(230)	(75)	(75)
" " V	75 : 47	"	6	220	0	15	220	75	75
" " VI	86 : 55	"	7	215	20	25	260	75	95
" " VII	162 : 104	"	15	(150)	(50)	(60)	(250)	(250)	(300)
		Humerus	17	200	100	130	380	150	250
" " VIII	170 : 106	Femur	15	90	80	90	250	300	380
Salamandrina perspicillata	80 : 38	"	4,5	(90)	(20)	(20)	(130)	(75)	(95)
Triton vulgaris	88 : 42	Humerus	7	67,5	30	90	130	75	105
Triton pyrrhogaster	110 : 57	"	9	42	40	70	120	150	190
Triton torosus	140 : 65	"	13	90	25	40	140	190	215
Triton viridescens	85 : 39	Femur	6	(90)	(15)	(20)	(125)	(110)	(125)

in den Femora verschiedenaltriger Exemplare von Salamandra maculosa und das Vorkommen eines Durchmessers von 130 resp. 140 μ im 7 mm langen Humerus eines ausgewachsenen Triton taeniatus und im 13 mm langen Humerus des viel größeren Triton torosus. Aehnliche Zahlen scheinen sich ganz unabhängig von der Größe auch in den Femora von Salamandrina und Triton viridescens sowie im Humerus von Triton pyrrhogaster zu finden Auffällig erscheint auch, daß wir in allen Skeletteilen von Amblystomatinae verhältnismäßig sehr große Zahlen für den geringsten Durchmesser des Achsenteiles feststellten. Eine genauere Verfolgung dieser Ver-

1) Alle eingeklammerten Zahlen sind an Längsschnitten, die übrigen an Querschnitten gewonnen.

hältnisse ist an unserem Material nicht möglich. Wir müssen uns also vorläufig mit der Konstatierung begnügen, daß der geringste Durchmesser des Achsenteiles und ihm entsprechend der Zeitpunkt des Beginnes periostaler Knochenbildung in gewisser Beziehung zur definitiven Größe der Skeletteile steht, im übrigen aber auch noch von anderen, bisher unbekannten Faktoren abhängt. Es scheint, daß innerhalb mancher Gruppen von Urodelen — Proteus, Necturus, Siren — Cryptobranchus, Menopoma — Amblystomatinae — Salamandrina, Tritonen — ganz unabhängig von der definitiven Größe der Skeletteile der geringste Achsenteildurchmesser in den Knochen des Oberarmes und Oberschenkels etwa dieselbe Größe besitzt[1]).

Die Lage des kleinsten Achsenteilquerschnittes in bezug auf die Länge des ganzen Skelettstückes ist nicht überall dieselbe. Bei jugendlichen Tieren findet sich offenbar allgemein der geringste Durchmesser des Achsenteiles in der Gegend der Mitte der Diaphyse oder auch des ganzen Skeletteiles. Dasselbe ist auch noch bei manchen Knochen erwachsener Urodelen der Fall, und zwar unter den Phanerobranchiaten bei Pseudobranchus und Siren, unter den Cryptobranchiaten bei Cryptobranchus und Menopoma, unter den Caducibranchiaten aber nur noch bei der persistierenden Larvenform, dem Amblystoma mexicanum. Bei allen anderen von uns untersuchten Urodelen liegt die engste Stelle des Achsenteiles entweder proximal oder distal von der Mitte, meist proximal, soweit eine genaue Feststellung dieser Verhältnisse möglich war. Die Lage der Achsenteilenge erlaubt uns Schlüsse über die Art des Wachstumes der Skeletteile in die Länge. Dies vollzieht sich offenbar durch die Tätigkeit einer beiderseits am Rande der Diaphysen-Epiphysengrenze gelegenen Knorpelproliferationszone, an welche sich außen die sogenannte Ossifikationsgrube anschließt. Hier wächst der knorpelige Achsenstab sowohl in die Länge als auch in die Breite, und solange die Skeletteile den primitiven Bau bewahren und vor allem die Epiphysen aus Knorpel bestehen, ist das Wachstum der Skelettstücke ein unbegrenztes. Die Achsenteilenge ist, wie wir oben bereits sahen, festgelegt durch das Einsetzen der Ossifikation in der Gegend der Diaphysenmitte und sie wird an dieser Stelle sich erhalten, falls das Wachstum nach beiden Enden hin gleichmäßig fortschreitet. Dies geschieht, nach unseren Beobachtungen, in jugendlichen Zuständen und gelegentlich auch in den Skeletteilen

1) Im Anschluß an diese Betrachtungen sei hingewiesen auf eine interessante Bemerkung von Bruch (1852), der p. 60 folgendes sagt: „Inwiefern überhaupt die frühzeitige Verknöcherung des Skeletts auf die typische Größe der Klassen, Gattungen und Species von Einfluß ist, mag späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Darauf kann man aber hinweisen, daß bei der Klasse der Vögel, wo die Verknöcherung des Skeletts die vollständigste und zugleich am frühesten vollendet ist, die typische Größe der Species am konstantesten erscheint und sehr früh erreicht wird. Weniger konstant ist sie bei den Säugetieren, konstanter im allgemeinen bei den Knochenfischen, aber sehr variabel bei denjenigen unter ihnen, deren Skelett lange Zeit oder zeitlebens teilweise knorpelig bleibt. Irre ich nicht, so finden sich unter den hechtartigen Fischen und Salmonen die häufigsten Größenunterschiede und wahre Monstra an Größe. Diesen und den Knorpelfischen wäre am ehesten ein, wie man sich ausgedrückt hat, unbegrenztes Wachstum zuzuschreiben. Daß endlich die mannigfachsten Variationen auch hier durch Kultureinflüsse hervorgebracht werden können, die den Entwicklungsprozeß beschleunigen oder ergänzen, dafür geben sämtliche Haustiere und die menschlichen Species hinreichende Belege."

erwachsener Individuen aus den niedriger organisierten Urodelengruppen. Wenn aber, wie dies meist der Fall ist, die dünnste Stelle des Achsenteiles proximal von der Mitte der Diaphyse oder des ganzen Skeletteiles liegt, so schließen wir daraus auf ein am distalen Diaphysenende lebhafteres Längenwachstum des Skelettstückes, für welche Annahme auch noch weitere, an anderer Stelle zu besprechende Momente ins Gewicht fallen. Als Beispiele für das umgekehrte Verhalten, die Lage der engsten Stelle des Achsenteiles distal von der Mitte des Skelettstückes und dementsprechend ein am proximalen Diaphysenende lebhafteres Längenwachstum können wir nur anführen die Ulna von Menopoma, das Metacarpale V von Desmognathus brimleyorum, das Metacarpale IV von Triton torosus. Metatarsale II von Salamandra maculosa und möglicherweise auch die Tibia nach Beobachtungen bei Triton viridescens, Salamandrina perspicillata und Salamandra maculosa. Stad. V.

Der vom Periost gelieferte Knochenmantel läßt vielfach mehrere ringförmige Zonen unterscheiden. Wir fanden in nicht allgemeiner Verbreitung zu innerst dem verkalkten Knorpel anliegend eine dünne Schicht von ziemlich feinfaseriger, stellenweise aber auch sehr deutlich grobfaseriger, meist zellenloser Knochensubstanz, deren Fibrillenbündel hauptsächlich ringförmig den knorpeligen Achsenstab umgeben. Eine solche innerste Schicht mit überwiegend zirkulärem Faserverlauf konnten wir nur bei Phanerobranchiaten deutlich, bei Cryptobranchiaten in Spuren und bei Caducibranchiaten gar nicht mehr nachweisen. An diese Zone schließt sich nach außen ein wechselnd breiter Ring von Knochen, dessen teils feine, teils grobe Fibrillenbündel scheinbar regellos angeordnet ein Flechtwerk bilden und endlich sehen wir in den mehr oberflächlichen Teilen des Periostknochens eine Art von konzentrischer Zeichnung auftreten. Diese Zeichnung ist aber keine recht scharfe; die einzelnen Ringe folgen einander in verschiedenen Abständen, im allgemeinen aber nehmen die Abstände nach der Oberfläche hin immer mehr ab. In diesen oberflächlichen Partieen des Periostknochens sind die die Grundsubstanz aufbauenden Fibrillen resp. Fibrillenbündel teilweise recht fein. Es finden sich aber an vielen Stellen, namentlich wohl an den Ansatzstellen von Muskeln oder auch von Bändern, sehr grobe Fibrillenbündel, die in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Neben der auf dem Querschnitt konzentrischen, ziemlich groben Zeichnung bemerken wir auch noch feine dunkle Linien, die in radiärer Richtung sich erstrecken und mehr oder weniger deutlich die konzentrischen Ringe untereinander verbinden. Die unscharfen, konzentrischen und die scharfen, feinen, radiären Linien sind jedenfalls in dem Fibrillenverlauf begründet. Näheres aber wurde nicht festgestellt. Vor allem bedarf es weiterer Untersuchung, weshalb die Fibrillenbündel des Periostknochens sich teilweise mit Boraxkarmin und Eosin rötlich, teilweise mit Hämalaun blau färben. An seiner Oberfläche schließt der Periostknochen nicht mit einer glatten Linie ab, sondern er erscheint hier sehr zackig und unregelmäßig dadurch, daß Teile der Beinhaut, sowohl Fasern wie Zellen, mehr oder weniger tief in die Knochenoberfläche eingebettet erscheinen und offenbar im Begriff sind, mit in die Knochensubstanz aufgenommen zu werden. Die Zellen des periostalen Knochens verhalten sich etwas verschieden in den verschiedenen Regionen. Allgemein sind sie recht groß und meist mit sehr deutlich sichtbaren

verästelten Ausläufern versehen. In den tieferen, geflechtartigen Partieen der Knochensubstanz haben die Zellen eine sehr unregelmäßige, sternförmige oder auch rundliche Gestalt. Sie sind sehr ungleichmäßig verteilt, liegen bald einzeln, bald in größeren Gruppen zusammengehäuft. Gar nicht selten sieht man in einer Zellhöhle 2 Kerne, oder 2 Zellen stehen durch eine bald breitere, bald schmälere Anastomose miteinander in Verbindung. Kernteilungsfiguren wurden nicht beobachtet. Der lange Durchmesser der Zelle hat, falls ein solcher überhaupt kenntlich ist, eine sehr wechselnde Anordnung. Er steht öfters auf dem Querschnitt radiär, in anderen Fällen parallel zur Längsachse oder tangential resp. konzentrisch zur Oberfläche des knorpeligen Achsenteiles. Dasselbe Verhalten kann man sowohl in den tieferen, geflechtartigen als auch in den oberflächlicheren Partieen des Periostknochens beobachten, in denen ein Aufbau aus konzentrisch angeordneten Schichten angedeutet ist. Im ganzen aber nimmt in diesen Teilen die Unregelmäßigkeit der Zellform ab. Die Zellen haben hier vielfach auf dem Quer- und auf dem Längsschnitt ein spindelförmiges Aussehen. Sie sind abgeplattet und leicht gebogen entsprechend der Oberfläche des Skeletteiles, so daß ihr kurzer Durchmesser also radiär steht und der längste etwa der Längsachse des Skelettstückes entspricht. Auch diese Zellen sind ziemlich groß, oft deutlich verästelt, aber nicht in demselben Maße wie die tiefer gelegenen, sehr unregelmäßigen Zellgestalten. Die beiden Zellformen sind durch Uebergänge miteinander verbunden, so daß sie offenbar nicht prinzipiell voneinander verschieden sind. Wir fassen vielmehr die Differenzen in der Form als Folgen einer Anpassung an die zwischen den Knochenfibrillen vorhandenen Räumlichkeiten auf. Je regelmäßiger die Anordnung der Knochenfibrillen, um so regelmäßiger ist auch die Form der Knochenhöhlen und der in ihnen gelegenen Zellen.

Die Dicke der periostalen Knochenschale ist in primitiven Verhältnissen offenbar abhängig vom Alter des Tieres und der Größe des betreffenden Skeletteiles, wobei individuelle Unterschiede auch noch mit in Rechnung gezogen werden müssen. (Humeri von Siren lacertina?) In höheren Zuständen, wie sie die Caducibranchiaten zeigen, kann eine Verringerung der periostalen Knochendicke von innen, vom Markraum her, eintreten. Abgesehen davon scheint sie hier ähnlich stark ausgebildet zu sein wie bei den Phanero- und Cryptobranchiaten, soweit die nur geringe Zahl von Querschnittsmessungen ein Urteil über diesen Punkt erlaubt.

Das Periost fanden wir dick und derb gefügt bei Proteus und Necturus. Es hat hier an der Oberfläche von Femur und Humerus eine Dicke von etwa 50 μ. Viel dünner ist es beim jugendlichen Proteus mit 20 μ und ganz dünn bei Pseudobranchus und Siren. Letztere beiden Formen haben im Vergleich zu ihrer Gesamt- und Rumpflänge sehr reduzierte Extremitäten, und damit mag die geringe Ausbildung des Periosts in Zusammenhang stehen. Es ist auch daran zu denken, daß möglicherweise die periostale Knochenbildung zu verschiedenen Jahreszeiten verschieden intensiv ist und dementsprechend das Verhalten des Periosts wechselt. Dies kann aber nicht zur Erklärung genügen, da zwei verschiedene Exemplare je von Necturus und von Siren denselben Befund aufweisen. Es muß doch konstatiert werden, daß bei Proteus und Menobranchus das Periost durch Dicke

und dichtes Gefüge aus derben Fasern sich auszeichnet. Darin sehen wir einen primitiven Befund, da bei den mit reduzierten Extremitäten ausgestatteten Vertretern der Phanerobranchiaten das Periost ganz dünn ist [1]). Relativ gering ist auch die Dicke des durch derbes, dichtes Gefüge ausgezeichneten Periostes bei den Cryptobranchiaten. Wir maßen am Femur von Cryptobranchus 20 μ und von Amphiuma 30 μ. Ganz gering endlich ist die Dicke und Festigkeit der Beinhaut bei den Caducibranchiaten, wenigstens über den größten Teil der Knochenoberfläche. Stets fanden wir sie etwas ansehnlicher an den Enden der Diaphyse in der Gegend der sogenannten Ossifikationsgrube. In jugendlichen Zuständen aber hat auch bei den Caducibranchiaten das Periost eine größere Dicke. Wir stellten bei jungen Salamanderlarven eine Dicke des Periosts am Femur bis zu 35 μ fest. Diese Beobachtung bestärkt uns in der Annahme, daß eine größere Dicke und Dichte des Periosts und gleichzeitig eine derbere Beschaffenheit seiner Fibrillenbündel ein primitiver Befund ist. Zwischen den Bindegewebsfasern der Beinhaut liegen in größerer Zahl ovale Kerne ohne deutlich sichtbaren Zelleib. Gefäße sind nur spärlich vorhanden in den dichten Periostlagen.

Typische, protoplasmareiche, in einer regelmäßigen Schicht angeordnete Osteoblasten ließen sich nur in jugendlichen Stadien ganz vereinzelt nachweisen. Ohne eingehende histogenetische Studien unternommen zu haben, konnten wir die beobachteten Bilder nicht anders als dahin deuten, daß die Bildung des Periostknochens zu einem recht wesentlichen Teil durch eine Umwandlung der bindegewebigen Beinhaut in Knochensubstanz sich vollzieht, so daß die Zellen und Fibrillenbündel des Periost zu Bestandteilen des Knochens werden. Für diese Auffassung fällt vor allen Dingen ins Gewicht der innige Zusammenhang zwischen Periost und Knochen, ferner die große Uebereinstimmung zwischen der Faserung des Knochens und der Beinhaut. Das erste knöcherne Produkt, welches die lockere, feinfaserige Beinhaut jugendlicher Skeletteile auf die mehr oder weniger verkalkte Knorpelgrundlage abscheidet, ist nicht sehr deutlich grobfaserig. Gröbere Bündel treten erst später auf, wenn die Beinhaut selbst derbere Fasern enthält. Sehr wohl steht damit auch im Einklang, daß wir unter den Phanerobranchiaten und Cryptobranchiaten überall dort, wo der Periostknochen einigermaßen ansehnlich ausgebildet ist, innerhalb desselben viel gröbere Fibrillenbündel in größerer Zahl beobachten als jemals bei Caducibranchiaten. Endlich ist hier zu erinnern an die Einlagerung von Parasiten in den Periostknochen bei Siren lacertina und die Aufnahme von Muskelfasern in die periostale Knochenschale des Humerus von Triton taeniatus. Auch diese Befunde lassen sich am besten durch die Annahme verstehen, daß der

---

1) Bei LUBOSCH (1910, p. 115, 116, 120, 121, Fig. 74, 77, 81, 84) finden sich nähere Angaben über den Bau des Perichondrium in der Nähe der großen Gelenke bei Proteus, Siren und Necturus. Danach ist das an den Knorpel der Gelenkenden außen angrenzende und in die Gelenkkapsel sich fortsetzende Gewebe keineswegs fibröser Art, sondern es besteht aus breiten, miteinander anastomosierenden Strängen hyalinknorpeliger Natur, in deren Lücken Knorpelzellen liegen. Letztere waren auch in dem relativ dünnen und deutlicher fibrillär gebauten Perichondrium des Carpus von Siren nachweisbar. Diese Beschreibung betrifft die Gegend der von uns nur kurz berührten Ossifikationsgrube, in welcher wir an unseren dicken Uebersichtsschnitten ohne spezifische Färbung meist keinen Knorpelcharakter des Gewebes, der Zellen sowohl wie der Grundsubstanz, zu erkennen vermochten.

Periostknochen durch allmähliche Umwandlung der außen an ihn angrenzenden bindegewebigen Bestandteile in Knochensubstanz sich vergrößert und so auch dem Knochengewebe fremde, im Periost gelegene Bestandteile mit in den Knochen aufgenommen werden. Auf diese Weise wächst der zuerst um die Mitte der Diaphyse des knorpeligen, embryonalen Skeletteiles abgeschiedene Knochen sowohl in die Dicke, wie in die Länge fort, entsprechend der Vergrößerung des knorpeligen Achsenstabes. Welche Rolle bei dieser Umwandlung des perichondralen resp. periostalen Bindegewebes in Knochensubstanz die zelligen Elemente der Beinhaut als Osteoblasten spielen, ob von ihnen eine Kittsubstanz zur Einlagerung der Fibrillen abgeschieden wird, oder ob nur unter ihrem Einfluß eine chemische Veränderung vorhandener Bindegewebsbestandteile sich vollzieht, kann hier nicht entschieden werden.

Die weitere Vervollkommnung und Komplikation des Skelettaufbaues wird beherrscht durch die Ausbildung von Gefäßkanälen. Wir finden solche nur ganz gering bei Phanerobranchiaten, in ziemlich weiter Ausdehnung bei Cryptobranchiaten und endlich in fast allen Skelettteilen der Caducibranchiaten in vollster Entfaltung. Es würde nunmehr zu erörtern sein, welches Verhalten der Gefäßkanäle das primitivste ist und in welcher Reihenfolge daraus die höheren Zustände hervorgehen.

Unter den Phanerobranchiaten finden wir Gefäßkanäle nur bei dem ungewöhnlich großen Exemplar von Necturus, hier aber nicht in allen Skeletteilen, sondern nur im Femur und in einer Grundphalanx der Hand. Wir schließen daraus, daß unter den Phanerobranchiaten Gefäßkanäle nur im höheren Lebensalter und bei sehr großen Tieren vorkommen. Die Größe der Skeletteile fällt hier augenscheinlich nicht ins Gewicht, sondern ihr Vorkommen ist ein durchaus regelloses. Dies braucht nicht als ein primitiver Befund angesehen zu werden. Wir finden zwar bei Phanerobranchiaten mancherlei ursprüngliche Charaktere, können aber daraus nicht schließen, daß alle Einrichtungen der Phanerobranchiaten als Vorläufer höherer Zustände angesehen werden müssen. Die heute lebenden Phanerobranchiaten sind nicht Reste einer ausgestorbenen primitiven Urodelengruppe, sondern wahrscheinlich etwas modifizierte und weiter entwickelte Larven von Salamandriden. Danach würde anzunehmen sein, daß bei den Vorfahren unserer heutigen Phanerobranchiaten im ausgebildeten Zustand bereits Gefäßkanäle vorhanden waren, die bei den an das Wasserleben wieder angepaßten perennierenden Larvenformen nur im höheren Alter in ganz unvollkommener und unregelmäßiger Weise wieder in die Erscheinung treten. Am kleinsten und unvollkommensten ist der Gefäßkanal in der Grundphalanx der Hand von Menobranchus. Er beschränkt sich auf den Periostknochen und liegt etwa in der Mitte des Skeletteiles. Auf welche Weise er entstanden ist, läßt sich hier nicht entscheiden. Da er aber in den anderen, entsprechenden Knochen desselben und ebenso eines etwas jüngeren Tieres gänzlich fehlt, so scheint es am wahrscheinlichsten, daß er durch Resorption bereits gebildeter Knochensubstanz und nicht durch Aussparung bei der Abscheidung des Periostknochens entstanden ist. Dafür sprechen auch die Beobachtungen bei der Bildung anderer Gefäßkanäle. Dasselbe gilt auch für die beiden untereinander anastomosierenden Gefäßkanäle in der proximalen Hälfte

des Femur, die von außen proximal schräg gegen die Diaphysenmitte eindringen und nicht nur einen Teil des Periostknochens, sondern auch geringe Abschnitte des Achsenknorpels ersetzen.

Die von uns untersuchten Vertreter der Cryptobranchiaten besitzen zwar alle mehr oder weniger zahlreiche Skeletteile mit Gefäßkanälen, aber auch hier ist deutlich kenntlich, daß die Verteilung der Gefäßkanäle mit der Größe der Tiere Schritt hält. Nur wenige Skeletteile des kleinen Amphiuma sind mit Gefäßkanälen versehen, dagegen die meisten des viel größeren Menopoma und alle bei dem gewaltigen Cryptobranchus. Anders steht es aber mit der Beziehung zwischen Ausbildung der Gefäßkanäle und Größe der Skeletteile. Eine solche Beziehung fehlt bei Amphiuma genau so wie bei Menobranchus. Wir finden bei Amphiuma nämlich Gefäßkanäle im Humerus und in der Fibula, aber nicht im Femur, in der Tibia und allen anderen Knochen. Das kann nicht wohl ein primitiver Befund sein, sondern ist in ähnlicher Weise, wie bei Menobranchus als ein unregelmäßig auftretender Rest einer ererbten, früher viel stärker ausgebildeten Einrichtung anzusehen. Auch die Cryptobranchiaten stammen nach der Darstellung von Versluys (1909) von Salamandriden ab. Sie sind etwas ältere Larvenformen, die auf einem höheren Entwicklungsstadium als die Phanerobranchiaten stehen geblieben sind. Dies kommt bei Amphiuma nicht durch den Entwicklungsgrad seiner wenigen Gefäßkanäle, sondern darin zum Ausdruck, daß Gefäßkanäle bei ihm schon in jugendlichen Zuständen zur Ausbildung gelangen, bei Necturus dagegen erst im höheren Alter. Das sehr einfache Verhalten der Gefäßkanäle von Amphiuma läßt sich daraus verstehen, daß die Extremitäten von Amphiuma im Verhältnis zu seiner Körpergröße und namentlich seiner Rumpflänge außerordentlich reduziert sind. Bei Menopoma und Cryptobranchus sind die Extremitäten viel kräftiger, und hier finden wir, selbst in den kleineren Skelettstücken, eine viel reichere Ausgestaltung der Gefäßkanäle als bei den Phanerobranchiaten. Hier kann auch kein Zweifel darüber sein, daß die Verteilung der Gefäßkanäle und ihre Zahl etwa mit der Größe der Skeletteile übereinstimmt. Die kleinsten Skelettstücke von Menopoma, die Phalangen und meisten Metacarpalien, entbehren noch der Gefäßkanäle, und von da nimmt deren Ausbildung in proximaler Richtung zu. Aehnliches sehen wir bei Cryptobranchus, nur sind hier alle Skelettstücke mit Gefäßkanälen versehen.

Die einfachsten Befunde im Verhalten der Gefäßkanäle liefert unter den Skeletteilen der Cryptobranchiaten die Fibula von Amphiuma. Hier liegt der Gefäßkanal etwa in der Mitte der Diaphysenlänge oder etwas distal davon, ausschließlich im Periostknochen. Etwas weiter vorgeschritten ist der Gefäßkanal im Metatarsale III von Cryptobranchus (vgl. Textfig. 5, p. 105) und ähnlich im Metatarsale IV und in der Grundphalanx IV desselben Tieres, sowie im Humerus von Amphiuma. Hier ist überall der Gefäßkanal in den Achsenknorpel eingedrungen und hat einen, meist allerdings geringen, Teil desselben zur Einschmelzung gebracht. Der Gefäßkanal liegt hier stets in der distalen Diaphysenhälfte, in den Metatarsalien und Phalanx von Cryptobranchus ziemlich weit von der Mitte entfernt, im Humerus von Amphiuma aber derart, daß das blinde Ende nahe der Diaphysenmitte und die Außenmündung weit distal davon liegt. Der Gefäßkanal im Humerus von Amphiuma hat einen so beträchtlichen Umfang, daß er streckenweise den Achsen-

knorpel völlig verdrängt. Im Humerus von Amphiuma war ebenso wie in verschiedenen anderen Skeletteilen deutlich nachweisbar, daß die engste Stelle des Achsenknorpels proximal von der Mitte des Skeletteiles liegt. Es würde also das Wachstum in der distalen Hälfte das lebhaftere sein, und in dieser finden wir auch in den bisher genannten Beispielen den Gefäßkanal. Das Verhalten läßt sich am besten in der Weise erklären, daß die erste Anlage eines Gefäßkanals im mittleren Diaphysenabschnitt in den Periostknochen sich einsenkt und dann bei stärkerem Wachstum der distalen Diaphysenhälfte und weiterer Verbreitung innerhalb des Achsenknorpels eine schräge Verlaufsrichtung gewinnt. Ebenfalls noch ganz im Anfangsstadium ihrer Entwicklung befinden sich die Gefäßkanäle der Mittelphalanx IV und der Endphalangen III und IV des Fußes von Cryptobranchus. Jedem dieser Skelettstücke kommen mehrere ganz kleine Gefäßkanäle zu, die auf den Periostknochen beschränkt bleiben und den Achsenknorpel noch nicht angreifen. Alle übrigen von uns untersuchten Skeletteile von Menopoma und Cryptobranchus sind mit einer größeren Zahl von Gefäßkanälen versehen. Ganz eigenartige Verhältnisse, die wohl als Anpassungen an eine besondere Funktion zu deuten sind, bemerkten wir im Metacarpale II von Menopoma und in der Grund- und Mittelphalanx der 3. Zehe von Cryptobranchus. Für die allgemeine Betrachtung können diese Befunde unberücksichtigt bleiben. Selbst bei einer großen Zahl von Gefäßkanälen und in ganz großen Skelettstücken bleibt ein beträchtlicher Teil des Achsenknorpels erhalten, so daß man ihn ganz oder fast ganz durch den Skeletteil hindurch verfolgen kann. Ganz kontinuierlich zieht sich der Achsenknorpel durch den Humerus von Cryptobranchus und durch Femur und Ulna von Menopoma. In der Gegend der Mitte des Humerus von Menopoma ist der Achsenknorpel auf eine Strecke von 2 mm unterbrochen, im Femur von Cryptobranchus in einer Ausdehnung von nur 350 μ und ebenfalls nur in geringem Umfang im Radius von Menopoma und dem bereits oben erwähnten Humerus von Amphiuma. Die Gefäßkanäle sind am zahlreichsten und am kompliziertesten angeordnet in den ganz großen Skeletteilen, den Femora und Humeri von Cryptobranchus und Menopoma. Bei letzterer Form ist deutlich zu erkennen, daß die Außenmündungen der Gefäßkanäle an der Oberfläche der Diaphyse sich auf drei Gruppen verteilen, eine relativ kleine in der Gegend der Diaphysenmitte und zwei größere an den beiden Enden der Diaphyse. Diese Anordnung scheint auch am Humerus von Cryptobranchus zu bestehen, während am Femur dieses Tieres die Grenzen zwischen den einzelnen Gruppen derart verwischt sind, daß die Außenmündungen der Gefäßkanäle ziemlich gleichmäßig, allerdings unter reicherer Versorgung der beiden Enden, über die Diaphysenoberfläche verteilt zu sein scheinen. Aus der Lage der Enge des Achsenteiles ergibt sich, daß das Femur von Menopoma an beiden Enden gleichmäßig, der Humerus aber distal rascher wächst, und in dieser lebhafter wachsenden Partie sind auch die Gefäßkanäle, und zwar jedenfalls die der mittleren Gruppe, vielleicht auch die distalen, zahlreicher. Bei Cryptobranchus ließ sich die Lage der Enge des Achsenteiles und die Art des Längenwachstums nicht feststellen. Die Gefäßkanäle durchsetzen zum größten Teil den Periostknochen und dringen in den Achsenknorpel ein, wo sie sich weiter verbreiten und dadurch, daß sie sich untereinander anastomotisch verbinden, größere, buchtige, sehr unregelmäßig ge-

staltete Hohlräume mit mannigfach wechselndem Durchmesser herstellen. Gegen den schlankeren mittleren Teil der Diaphyse zu verschmelzen die Hohlräume zu einzelnen wenigen oder auch nur zu einem einzigen längsverlaufenden Kanal, der sich dann gegen das andere Diaphysenende hin wieder in eine größere Zahl von Hohlräumen auflöst. In der nächsten Nähe der Diaphysenmitte durchsetzen die Gefäßkanäle in radiärer Richtung den Periostknochen; an den Enden der Diaphyse kommen auch kleinere, etwa radiär angeordnete Kanäle vor, die meisten aber haben einen längeren, schräg von außen distal (resp. proximal) nach innen gegen die Diaphysenmitte hin gerichteten Verlauf. Am Femur von Cryptobranchus und am Humerus von Menopoma beobachteten wir an den Diaphysenenden eine größere Zahl von Gefäßkanälen, die sich offenbar noch in den ersten Anfängen ihrer Bildung befinden.

Ganz eigenartige und bedeutungsvolle Zustände lehren uns die beiden Skeletteile des Unterarmes von Menopoma kennen. Am Radius finden wir eine größere Zahl von Gefäßkanalmündungen nur am distalen Ende der Diaphyse. Die von hier aus in den Achsenknorpel vordringenden Gefäßkanäle bilden unter Anastomosierung sehr mannigfaltig gestaltete, bald einfache, bald mehrfache Hohlräume. Im mittleren Teil der Diaphyse findet sich nur ein einziger längsverlaufender Hohlraum, der auch auf eine kurze Strecke den Achsenknorpel völlig verdrängt. In der proximalen Hälfte der Diaphyse löst sich dieser Längskanal wieder in sehr vielgestaltige Räume auf (vgl. Fig. 30—40), die blind endigen. Nirgends finden sich hier Außenmündungen. Die Lage der Markraumenge und der Umfang der beträchtlichen Reste des Achsenknorpels proximal und distal von der Unterbrechungsstelle deuten darauf hin, daß das Wachstum an der distalen Diaphysen-Epiphysengrenze ein lebhafteres ist. Von dieser Stelle aus sind auch die Gefäßkanäle in den Skeletteil eingedrungen. Nahezu das umgekehrte Verhalten lehrt die Ulna desselben Tieres. Hier ist das Wachstum proximal etwas stärker als distal, und eine größere Zahl von Gefäßkanälen, die von dem proximalen Diaphysenende ausgehen, führen zur Bildung von Hohlräumen, die sich ganz analog dem Befund am Radius verhalten. Nur wird hier der mittelste Abschnitt des Achsenknorpels nicht zerstört, und der in der Gegend der Diaphysenmitte einheitliche Längskanal besitzt noch Mündungen nach außen durch eine größere Gruppe von Gefäßkanälen, die zum Teil radiär, zum größeren Teil etwas schräg von außen (proximal und distal) der Diaphysenmitte zustreben. Auch von diesen Kanälen liegt die Mehrzahl innerhalb des rascher wachsenden proximalen Abschnittes der Ulna. Diese Beobachtungen sind also wohl geeignet, uns in der Ansicht zu bestärken, daß der Reichtum an Gefäßkanälen mit der Intensität des Längenwachstums Hand in Hand geht.

Mehrfach bot sich bei Cryptobranchiern Gelegenheit, festzustellen, daß die Entstehung der Gefäßkanäle auf Resorptionsprozesse zurückzuführen ist. Es zeigte sich dies in dem Vorkommen von mehrkernigen Riesenzellen, die offenbar als Osteoklasten tätig sind, und in dem Verhalten der Kanäle zu der konzentrischen Streifung der periostalen Knochensubstanz. Diese wird vielfach, namentlich in der Tiefe, von den Kanälen direkt durchbrochen, ein Befund, der nur durch Resorption zu erklären ist (vgl. Fig. 29), während

in den oberflächlichen Partieen die Schichtung sich dem Verlauf der Kanäle anpaßt, also offenbar erst nach diesen entstanden ist.

Den Inhalt der Gefäßkanäle und der aus ihrer anastomotischen Verbindung entstandenen Hohlräume in den Skeletteilen bilden vor allen Dingen Blutgefäße, wahrscheinlich auch Lymphbahnen. Diese Gefäße sind bei allen Phanerobranchiaten und Cryptobranchiaten begleitet von einer geringen Menge ganz lockeren, feinfaserigen, indifferenten Bindegewebes mit relativ spärlichen, einfachen Bindegewebszellen. Von Knochenmark kann hier nirgends die Rede sein.

Ueberall bemerkten wir mehr oder weniger ausgeprägt eine Veränderung des Achsenknorpels der Skeletteile in der näheren Umgebung der Gefäßkanäle. Wir bezeichneten diese Veränderung als Sklerose des Knorpels. Eine genaue histologische und mikrochemische Charakterisierung der sklerotischen Umwandlung des Knorpels wäre an dem größten Teil unseres Materials nicht durchzuführen gewesen und wurde unterlassen, da sie für unser nächstes Ziel nicht unbedingt erforderlich zu sein schien. Wir stellten fest, daß in dem vorher verkalkten Knorpel, dessen Grundsubstanz sich mit Hämatoxylin resp. Hämalaun dunkelblau färbt, um die Zellenhöhlen herum wechselnd dicke, ziemlich scharf abgrenzbare Höfe auftreten, die durch Boraxkarmin und Eosin eine rötliche Farbe annehmen. Diese Höfe einzelner Zellen oder auch Zellengruppen können untereinander zu größeren Bezirken verschmelzen, in denen die Grundsubstanz öfters nicht homogen aussieht, sondern ein feinkörniges oder feinfaseriges Verhalten zeigt. Gleichzeitig werden vielfach die Zellhöhlen verkleinert, und zwar in ungleichmäßiger Weise, so daß sie aus großen ovalen oder rundlichen Formen in kleine, unregelmäßige, mehr oder weniger sternförmig verästelte übergehen, in deren Zentrum nur eben noch Platz für den Kern bleibt. Danach sieht der sklerotisch veränderte Knorpel ganz ähnlich aus wie Knochen. Wir legen aber besonderen Wert auf die Feststellung, daß sklerosierter Knorpel genetisch durchaus zu unterscheiden ist von einer Schicht von Markknochen, der in sehr verschieden starker Ausbildung als Wandbekleidung der Gefäßkanäle gefunden wurde. Sklerosierter Knorpel und Markknochen sind oft nicht deutlich gegeneinander abzugrenzen. Sie können in dünnen Schichten nicht voneinander unterschieden werden, wohl aber in dickeren Lagen, da die ausgeprägte lamellöse Struktur des Markknochens dem sklerosierten Knorpel fehlt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der letztere nichts anderes ist als die nach der ausführlichen Darstellung von KASTSCHENKO (1881, vgl. oben S. 62) bei Anuren aus der Metaplasie von Knorpelbalken hervorgehende Knochensubstanz. Dasselbe ist offenbar schon von vielen Untersuchern bei den verschiedensten Tieren gesehen und meist als metaplastischer Ossifikationsprozeß gedeutet worden. Auf eine Reihe von derartigen Beobachtungen sei hier hingewiesen. Vollständigkeit der Literaturangaben ist aber keineswegs beabsichtigt, da die nähere Verfolgung der histologischen Seite dieser Frage uns von unserem eigentlichen Ziele abgelenkt hätte. Eine Reihe von älteren Untersuchungen sind zusammengefaßt in einem Referat von v. KORFF (1909), in welchem uns vor allem die kurzen Mitteilungen von Interesse sind, die v. KORFF (p. 258) über die Knorpelstreifen macht, die bei der Resorbierung der Knorpelgrundsubstanz an der Diaphysen-Epiphysengrenze persistieren und später als Knochen-

bälkchen erscheinen. Er sagt darüber: „Dieselben stellen jedoch keine Knochenbälkchen von homogener Grundsubstanz, wie angenommen wurde, vor, sondern sind fibrilläre Knorpelgrundsubstanzen, sie werden durch Aufnahme von Kalksalzen zu sogenannten Knorpelknochen. Dabei müssen wir annehmen, daß sie bis zu einer gewissen Dicke selbständig wachsen. An ihrem Saume bilden sich, sobald die Verkalkung eintritt, Bindegewebszellen (Markzellen) zu Osteoblasten, sie dringen mit ihren Fortsätzen in die Knorpelgrundsubstanz ein, werden strahlig und entwickeln ein dem Stoffwechsel dienendes Kanalsystem. Andere Beziehungen der Zellen zu den Knochenbälkchen lassen sich nicht erkennen, werden nur fälschlich vermutet. Die erste Grundsubstanz an der Dia-epiphyse besteht also aus persistierenden Knorpelfibrillen des resorbierten Epiphysenknorpels. Ob die so beschaffenen Knochenbälkchen aber als echte Knochensubstanzen der Genese nach aufgefaßt werden dürfen, wie es zweifellos bei den Knochenbälkchen des Periostes der Fall ist, ist eine andere Frage, die uns hier nicht besonders interessiert. Jedenfalls liegt kein Grund vor, das Knochenwachstum den Osteoblasten zuzuschreiben. Ich stelle mir die persistierenden, deutlich fibrillären Knorpelstreifen an der Dia-epiphysengrenze nicht als inerte oder tote Masse, sondern als eine Grundsubstanz mit eigenem Stoffwechsel, des Wachstums fähig vor. Die fibrilläre Struktur der Knochenbälkchen der Dia-epiphysen konnte von den meisten Autoren bei Anwendung von Protoplasmafärbungen nicht erkannt werden. Aber Rubin S-Färbung, überhaupt alle anderen zuverlässigen Bindegewebsfärbungen (nicht Eosin!) lassen die fibrilläre Zusammensetzung als das primäre Entwicklungsstadium auch hier erkennen. Für das Studium der Osteogenese sind jedoch diese Stellen ungeeignet, weil hier ganz besondere Verhältnisse, Reste von resorbiertem Knorpel vorliegen." Aus der älteren Literatur sei vor allem erwähnt die Angabe von v. Kölliker (1850, p. 318, Fig. 97, ferner 1889, p. 306, Fig. 243), daß fast stets zwischen dem eigentlichen Knochen und dem Gelenkknorpel sich eine Lage unvollkommen ausgebildeter Knochensubstanz vorfindet. Mit deren Untersuchung beschäftigten sich auch Tomes und de Morgan (1853, p. 118, 119). Auch die Beschreibung, die v. Kölliker (1850, p. 359—362, Fig. 112; 1889, p. 325, 326, Fig. 254) auf Grund seiner Beobachtungen an rhachitischen Knochen von der Knochenbildung aus Knorpel gibt, erinnert sehr an die Befunde der Knorpelsklerose. Sehr ausführliche und mit unseren Beobachtungen vielfach übereinstimmende Angaben, unterstützt durch vorzügliche Abbildungen, enthält das Buch von Kassowitz (1881, p. 163 ff.), der ebenfalls neben einer neoplastischen eine ausgedehnte metaplastische enchondrale Ossifikation annimmt. Seine Untersuchungen sind offenbar ausschließlich an höheren Wirbeltieren ausgeführt worden. Aus neuester Zeit finden wir eine Reihe hierhergehöriger Beobachtungen in den Arbeiten von Gebhardt (1901, Bd. 11, p. 407, 417, 426, 433, 438; 1903, p. 386—388, 391) mitgeteilt, namentlich mit Berücksichtigung der fibrillären Struktur der veränderten Knorpelsubstanz. Auch Retterer (1908 b) kam nach Untersuchungen an den Phalangen eines Pferdeembryo zu der Ueberzeugung, daß bei der endochondralen Ossifikation zwei Prozesse nebeneinander hinlaufen: eine Abscheidung von Knochensubstanz durch Osteoblasten, die Abkömmlinge von Knorpelzellen sind, und eine direkte Umwandlung von Knorpel in Knochen in der Achse

der Knorpelbalken, die bei der Auflösung der knorpeligen Anlage eines Skeletteiles übrig bleiben. Die Knorpelzellen im Zentrum dieser Balken seien zuerst von einer konzentrischen Schale von Knorpelgrundsubstanz umgeben. Dann erscheine zwischen dieser Schale und dem Zellkörper ein Streifen von Knochensubstanz, der sich weiter auf Kosten des Zellprotoplasma nach dem Kern zu ausdehnt. Kern und Protoplasma nähmen eine eckige, strahlige Form an und verwandelten sich schließlich in eine Knochenzelle.

Wir fanden den Markknochen sowohl bei Phanerobranchiaten wie bei Cryptobranchiaten. Er fehlte nur in der Fibula von Amphiuma und hier und da noch in den ganz jungen, am Anfang ihrer Bildung begriffenen Kanälchen. Die Dicke des Markknochens wechselt. Sie ist geringer in den kleinen, größer in den umfangreichen Skeletteilen. Die Auskleidung der Gefäßkanäle mit Markknochen ist keineswegs eine gleichmäßige. In der Regel fehlt sie streckenweise und zwar namentlich im Anfangs- und im Endstück des Gefäßkanals. Dies erklärt sich sehr wohl durch das Wachstum, denn das mittlere Stück eines Gefäßkanales ist das älteste, insofern der Anfang durch das Dickenwachstum des Periostknochens nach außen hin, das Ende durch fortschreitende Resorption von Knochen oder Knorpel nach innen hin weiterwächst. In den jüngsten Teilen hat die Bildung von Markknochen noch nicht begonnen. Diese geschieht offenbar in ganz analoger Weise wie die des Periostknochens durch eine einfache Schicht von ganz abgeplatteten Zellen — Osteoblasten —, die wir mehrfach an der Innenfläche des Markknochens nachweisen konnten. Wir konnten nicht die Ueberzeugung gewinnen, daß dieser Markknochen das Produkt sklerotischer Umwandlung des Knorpels sei. Allerdings ließen viele Bilder eine solche Deutung zu, da oft zwischen den beiden Hartsubstanzen eine scharfe Grenze sich nicht ziehen ließ. An manchen Stellen aber besteht eine ganz deutliche Sonderung von Markknochen und sklerosiertem Knorpel. In nicht gar zu dünnen Schichten weisen die beiden Hartsubstanzen auch histologische Unterschiede auf. Diese betreffen sowohl die Zellen wie die Grundsubstanz. Die Zellen des Markknochens sind nicht groß, meist spindelförmig und mit ganz wenigen, oder jedenfalls nicht zahlreichen, feinen Ausläufern versehen. Die Grundsubstanz des Markknochens zeigt eine Zusammensetzung aus durchweg ganz feinen Fibrillen, die offenbar in sehr regelmäßiger Weise angeordnet sind, so daß eine scharf gezeichnete, feine konzentrische Streifung als Ausdruck einer Zusammensetzung aus ganz dünnen Schichten entsteht. Offenbar sind die Markknochenzellen entsprechend der Schichtung abgeplattet. Grobe Fibrillenbündel haben wir im Markknochen nicht beobachtet, und wir können ihn deshalb im Gegensatz zum Periostknochen als feinfaserig bezeichnen. Die Unterscheidung vom Periostknochen ist daher meist unschwer durchzuführen. In den größeren Skeletteilen, bei Menopoma und Cryptobranchus, ist der Markknochen so reichlich ausgebildet, daß ihm jedenfalls ein nicht unbeträchtlicher Anteil an der Leistung des Skelettstückes zukommt.

Dieselben Einrichtungen der Gefäßkanäle, die wir in manchen Skeletteilen der Phanerobranchiaten und Cryptobranchiaten als definitiven Zustand kennen lernten, zeigen uns auch an gewissen Stellen die Caducibranchiaten. Wir finden sie hier in ganz wenigen kleinen, mehr peripher gelegenen Skeletteilen offenbar als Dauer-

zustand und in den größeren Knochen, wie die Befunde von Salamandra maculosa lehrten, als vorübergehende Erscheinung im Verlauf der Ontogenese. Als Beispiele für den Dauerzustand lernten wir kennen das Metacarpale II von Batrachoseps, das noch einen kontinuierlichen Achsenknorpel besitzt, der nur in ganz geringem Umfange zerstört wurde durch einen einzigen Gefäßkanal, der in der Gegend der Diaphysenmitte in den Skeletteil eindringt. Andere Beispiele sind Grund- und Mittelphalanx des zweiten Fingers von Amblystoma mexicanum (vgl. Fig. 109, p. 213) und mehrere Metatarsalien und Phalangen des Fußes von Triton viridescens (vgl. Fig. 147, p. 271). Auch hier ist die Knorpelachse noch kontinuierlich erhalten, aber an mehreren Stellen zerstört durch eine wechselnde, aber niemals große Zahl von Gefäßkanälen, deren Mündungen sich über die ganze Diaphysenoberfläche verteilen. Sie stehen zum Teil noch ganz am Anfang ihrer Bildung und greifen nicht tief in den Skeletteil ein. Nur bei Triton viridescens sehen wir in den Gefäßkanälen Spuren einer Auskleidung mit Markknochen. Die Entwicklungsgeschichte der Skelettstücke von Salamandra maculosa zeigte uns in jugendlichen Stadien ebenfalls eine kontinuierliche Knorpelachse, die durch an Zahl allmählich zunehmende Gefäßkanäle und deren Anastomosen in fortschreitendem Maße zerstört wird.

Bei weitem die Mehrzahl aller Skeletteile der Caducibranchiaten aber lehrt uns eine neue Einrichtung kennen, einen großen einheitlichen M a r k r a u m, der, im Innern der Diaphyse gelegen, den Diaphysenknorpel zu einem beträchtlichen Teil verdrängt und in dem sich alle Innenmündungen der Gefäßkanäle vereinigen. Nach den entwicklungsgeschichtlichen Befunden kann es keinem Zweifel unterliegen, daß der Markraum aus der weiteren Verbreitung eines oder aus der anastomotischen Vereinigung mehrerer Gefäßkanäle hervorgegangen ist. Die Ausdehnung des Markraumes in bezug auf den Umfang des ganzen Skeletteiles unterliegt auch bei erwachsenen Tieren ziemlich beträchtlichen Schwankungen. Der Markraum kann sich nur über einen mittleren Teil der Diaphyse ausdehnen, oder nach beiden Seiten hin bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze reichen, oder endlich diese einseitig oder beiderseitig überschreiten und somit in eine oder in beide Epiphysen eindringen und sich hier mehr oder weniger weit verbreiten.

Wir gehen aus von einer näheren Betrachtung des zuerst aufgeführten Falles, daß sich der M a r k r a u m n i c h t d u r c h d i e g a n z e D i a p h y s e h i n d u r c h erstreckt, sondern noch in größerer oder geringerer Entfernung von der Diaphysen-Epiphysengrenze endigt. Es wird dann von den Enden des periostalen Knochenrohres noch ein massiver Knorpelkern von wechselnder Ausdehnung umschlossen. Gewöhnlich ist dies an beiden Enden in etwa gleicher Weise der Fall. Ein derartiges Verhalten beobachteten wir in allen Skeletteilen der vorderen und hinteren Gliedmaße zweier etwa ausgewachsener Exemplare von Amblystoma mexicanum. Unter den übrigen Caducibranchiaten ist der Befund ziemlich selten bei unserem Material. Wir fanden ihn in allen Skelettstücken der Hintergliedmaße von Spelerpes ruber und in geringem Grade auch in Femur, Tibia und Fibula von Desmognathus ochrophaeus, ferner in Tibia und Fibula sowie in den Metatarsalien und Grundphalanx I von Triton viridescens, in allen Metacarpalien und Phalangen von Desmognathus brimleyorum und

Triton pyrrhogaster, im Metacarpale I und in einigen Phalangen von Desmognathus quadrimaculatus und im Radius von Stereochilus marginatus. Nur im Radius von Desmognathus quadrimaculatus war die Ausdehnung des Markraumes nach beiden Seiten ungleich, insofern er proximal bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze reicht, distal aber schon in einiger Entfernung davon endigt. Der Befund bei Triton viridescens kann hier insofern außer Berücksichtigung bleiben, als es sich um ein noch nicht ausgewachsenes Individuum handelt. Daraus ergibt sich, daß unter den Salamandrinae im erwachsenen Zustand der Markraum sich, abgesehen von den am meisten peripher gelegenen Skelettstücken der Vorderextremität von Triton pyrrhogaster, immer mindestens bis zu den Enden der Diaphyse ausdehnt. Unter den Plethodontinae beobachten wir eine unvollständige Ausbildung des Markraumes nur bei dem größten der von uns untersuchten Tiere, bei Spelerpes ruber, in allen Skelettstücken der Hintergliedmaße und außerdem noch bei dem kleinen Stereochilus marginatus im Radius. Die Ulna des letzteren Tieres und alle weiteren distal gelegenen Skelettstücke der Vorderextremität zeigen den ganz primitiven Befund eines soliden Achsenstabes ohne Markraum. Es besteht hier also eine unvollständige Ausbildung des Markraumes in dem am weitesten peripher gelegenen Skelettstück, das überhaupt mit einem Markraum versehen ist. Dasselbe zeigen uns auch die Desmognathinae, ausgenommen den kleinen Desmognathus ochrophaeus, der in allen Skeletteilen eine geringe Markraumausdehnung aufweist. Bei den übrigen Desmognathinae handelt es sich nur um die am weitesten peripher gelegenen Skeletteile, nämlich um die Metacarpalien und Phalangen der Vorderextremität von D. brimleyorum und um den Radius, das Metacarpale I und einige Phalangen von Desmognathus quadrimaculatus, bei welcher Form die Ulna und die übrigen Metacarpalien und Phalangen gar keinen Markraum besitzen. Wir können die Resultate also dahin zusammenfassen, daß, abgesehen von einigen kleinen peripheren Skelettstücken bei einzelnen Desmognathinae, Salamandrinae und Plethodontinae und abgesehen von Desmognathus ochrophaeus, nur die beiden größten von uns untersuchten anscheinend erwachsenen Formen je aus der Gruppe der Amblystomatinae und Plethodontinae, nämlich Amblystoma mexicanum und Spelerpes ruber, sich durch eine relativ geringe Ausdehnung des Markraumes auszeichnen, wobei A. mexicanum dies Verhalten bei weitem am stärksten ausgebildet zeigt, wie aus Fig. 108, p. 212 und Fig. 19 auf Tafel 4 leicht zu ersehen ist. Die größte Ausdehnung des Markraumes findet sich dagegen bei allen Salamandrinae.

Bei weitem der häufigste Befund in den langen Skeletteilen der Caducibranchiatenextremität ist die Ausdehnung des Markraumes durch die ganze Diaphyse hindurch, so daß seine Enden mit der Diaphysen-Epiphysengrenze zusammenfallen. So verhalten sich mit einer einzigen Ausnahme alle distal gelegenen Skelettstücke, die nicht bereits als Beispiele einer geringeren Ausdehnung des Markraumes oder gänzlichen Fehlens desselben aufgeführt wurden. Es sind daher zu nennen die Metacarpalien und Phalangen von Desmognathus fuscus und von Plethodon, Metatarsale II und III von Manculus, die Metacarpalien und einige Phalangen der Hand, sowie die Metatarsalien und Phalangen des Fußes von Amblystoma opacum und endlich alle Metatarsalien und Metacarpalien und Phalangen der

Salamandrinen mit Ausnahme des Metatarsale I von Salamandra maculosa, das erst in der nächsten Gruppe aufzuführen ist, und der bereits erwähnten Metacarpalien und Phalangen von Triton pyrrhogaster. Ferner gehören hierher zahlreiche Skelettstücke aus dem mittleren Abschnitt der Extremitäten, aus Unterarm und Unterschenkel. Es sind dies Radius und Ulna von Desmognathus brimleyorum, Radius von Desmognathus fuscus, Tibia und Fibula von Manculus, Radius und Ulna von Plethodon glutinosus und von Triton torosus. Unter den Knochen des ersten Extremitätenabschnittes finden wir nur im Femur des nicht ganz ausgewachsenen Triton viridescens eine Beschränkung des Markraumes auf die Diaphyse. Außer diesem Femur von Triton viridescens und den bereits oben erwähnten Femora von Spelerpes ruber, Desmognathus ochrophaeus und Amblystoma mexicanum und dem Humerus der letzteren Form zeigen alle anderen Skelettstücke des ersten Extremitätenabschnittes, Humeri und Femora, einen Markraum, der die Grenzen der Diaphyse überschreitet und mehr oder weniger weit in eine oder in beide Epiphysen eindringt, oder zum mindesten Verkalkung der tiefsten Abschnitte der Epiphysen, die gewöhnlich der Einschmelzung durch Gefäßkanäle vorangeht. Das letztere Verhalten finden wir in beiden Epiphysen des Femur von Salamandra maculosa, wo aber bereits Ausläufer des Markraumes die Diaphysen-Epiphysengrenze zu überschreiten beginnen. Eine Ausdehnung des Markraumes über den Bereich der Diaphyse hinaus kommt aber häufig auch noch im zweiten Extremitätenabschnitt vor. Die zahlreichen Einzelbefunde lassen sich am besten so gruppieren, daß wir eine Ausdehnung des Markraumes in beide Epiphysen oder nur in die proximale oder nur in die distale Epiphyse unterscheiden.

Bei der Ausdehnung des Markraumes in beide Epiphysen ist fast immer die proximale Epiphyse stärker in Anspruch genommen als die distale. Eine einzige Ausnahme zeigt uns der Radius von Batrachoseps. Hier erschien uns distal der Markraum stärker ausgedehnt als proximal. Eine beiderseitige Ausdehnung des Markraumes epiphysenwärts bemerkten wir nur in geringem Grade im Femur von Salamandrina perspicillata und anscheinend im Metarsale I von Salamandra maculosa, dagegen in größerem Umfang in Femur, Tibia und Fibula von Amblystoma opacum, ferner in Humerus, Radius und Ulna von Amblystoma opacum, Triton taeniatus und pyrrhogaster und Batrachoseps attenuatus I. Die vier letzgenannten Tiere wurden alle in unserem Material durch große, resp. außergewöhnlich große Exemplare dargestellt. Bei dem etwas kleineren Batrachoseps II fanden wir eine Ausdehnung des Markraumes über die Diaphyse hinaus nur proximal am Humerus ausgeprägt, ganz wenig distal und gar nicht im Unterarm. Wir sehen daraus, daß der Markraum offenbar im ersten Abschnitt der Extremität zuerst proximal sich ausdehnt, dann distal und erst später auch im zweiten Abschnitt der Extremität die Diaphysengrenze überschreitet.

Das bestätigt auch ein Ueberblick über das Vorkommen einseitiger Markraumausdehnung in proximaler Richtung. Als Beispiele finden wir fast ausschließlich Skeletteile des ersten Extremitätenabschnittes, Humeri und Femora, und aus dem zweiten Abschnitt nur die Tibia von Salamandrina, deren Femur bereits beiderseitige Markraumausdehnung zeigte, und die Ulna von Desmognathus

fuscus. Außerdem handelt es sich um die Humeri von Desmognathus fuscus, D. quadrimaculatus, D. brimleyorum, Plethodon glutinosus, Stereochilus marginatus, Triton torosus (nur wenig), Humerus von Salamandra maculosa, sowie um das Femur von Manculus quadridigitatus.

Ein Vordringen des Markraumes ausschließlich in die distale Epiphyse beobachteten wir nur in einem einzigen Fall und in nur ganz geringem Grade, nämlich in der Fibula von Salamandrina perspicillata.

Ordnen wir unsere Beobachtungen über die Ausdehnung des Markraumes in anderer Weise an, so können wir sagen: In dem letzten Abschnitt der Extremitäten, den Metacarpalien resp. Metatarsalien und Phalangen finden wir sehr häufig gar keinen Markraum oder nur einzelne Gefäßkanäle bei kontinuierlich erhaltenem Achsenknorpel (Desmognathus quadrimaculatus, Plethodon, Manculus, Batrachoseps, Stereochilus; nur in Phalangen: Amblystoma mexicanum, A. opacum, Salamandra maculosa, Triton taeniatus, T. viridescens), in anderen Fällen einen Markraum, der nicht bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze reicht (Desmognathus brimleyorum, D. quadrimaculatus, Spelerpes ruber, Amblystoma mexicanum, Triton viridescens und pyrrhogaster), öfters auch einen Markraum, der die ganze Diaphyse durchsetzt (Desmognathus fuscus, Plethodon, Manculus, Amblystoma opacum, sämtliche Salamandrinen), und nur im Metatarsale I von Salamandra maculosa eine Ausdehnung des Markraumes bis in beide Epiphysen. Im zweiten Extremitätenabschnitt (Unterarm resp. Unterschenkel) ist ein primitives Verhalten im Bau der Skeletteile mit kontinuierlich erhaltenem Achsenknorpel ganz selten (Desmognathus quadrimaculatus, Stereochilus), häufiger ist ein Markraum von beschränktem Umfang (Desmognathus quadrimaculatus, D. ochrophaeus, Spelerpes ruber, Stereochilus, Amblystoma mexicanum, Triton viridescens) oder ein solcher, der bis an das Diaphysenende reicht (Desmognathus brimleyorum, D. fuscus, Manculus, Plethodon, Triton torosus). In einer Anzahl von Fällen zeigen aber auch Skelettstücke des zweiten Extremitätenabschnittes eine Ausdehnung des Markraumes bis in das Bereich der Epiphysen (Desmognathus fuscus, Batrachoseps, Amblystoma opacum, Salamandrina perspicillata, Triton taeniatus und pyrrhogaster). Im ersten Abschnitt der Extremität (Femur, Humerus) kommt ein kontinuierlicher Achsenstab überhaupt nicht mehr vor; selten ist das Vorkommen eines Markraumes, der das Diaphysenende nicht erreicht (Amblystoma mexicanum, Spelerpes ruber, Desmognathus ochrophaeus) oder nur die Länge der Diaphyse besitzt (Triton viridescens). Bei weitem in der Mehrzahl unserer Beobachtungen dringt der Markraum von Femur und Humerus in die Epiphysen ein und zwar häufiger nur in die proximale (Desmognathus fuscus, D. quadrimaculatus, D. brimleyorum, Plethodon, Stereochilus, Manculus, Salamandra maculosa, Triton torosus), seltener in beide Epiphysen (Batrachoseps, Amblystoma opacum, Salamandrina perspicillata, Triton torosus und pyrrhogaster). Diese Zusammenstellung lehrt, daß innerhalb derselben Extremität die

Markraumausdehnung von distal nach proximal zunimmt: Je früher in einem Skeletteil ein Markraum sich ausbildet, um so größere Ausdehnung erreicht er im Vergleich zu den später aufgetretenen Markräumen. So erklärt es sich auch, daß in den Skelettstücken des ersten Extremitätenabschnittes fast ausschließlich eine Markraumausdehnung in die Epiphysen hinein beobachtet wurde. Erst später tritt dieselbe Erscheinung im zweiten und möglicherweise auch im dritten Abschnitt der Gliedmaße ein. Wir müssen annehmen, daß diese Markraumausdehnung epiphysenwärts allen Caducibranchiatengattungen zukommt. Wenn sie bei Desmognathus ochrophaeus, Spelerpes ruber und Triton viridescens fehlt, und zwar nur in geringem Umfang, so ist dies wohl darauf zurückzuführen, daß diese Formen ihren voll erwachsenen Zustand noch nicht erreicht haben. Anders liegen die Dinge aber bei Amblystoma mexicanum, bei dem der Markraumumfang so gering, der Rest des Diaphysenknorpels so bedeutend ist, daß wir hier in der Beschränkung des Markraumes auf die Diaphyse wohl einen bleibenden Zustand sehen müssen, der darin seine Erklärung findet, daß Amblystoma mexicannm einen persistierenden Larvenzustand repräsentiert. Aus unserer Zusammenstellung geht ferner hervor, daß offenbar bei den Desmognathinae und Plethodontinae häufiger eine geringe Markraumausbildung vorkommt als bei Amblystoma opacum und den Salamandrinen. Dies stimmt sehr wohl zu der bereits oben hervorgehobenen Beobachtung, daß bei den Plethodontinae und Desmognathinae ein primitiver Bau der Skeletteile häufiger vorkommt als bei den Amblystomatinae und Salamandrinae. Gleichzeitig bemerkten wir, daß bei den ersteren beiden Gruppen der Caducibranchiaten die Länge des ersten Extremitätenabschnittes im Vergleich zur Gesamtlänge resp. Rumpflänge des Tieres im allgemeinen viel geringer ist als bei den beiden letztgenannten Gruppen. Die absolute Größe eines Skeletteiles ist also nicht maßgebend für den Grad der Markraumausdehnung, wie wir nach den Beobachtungen innerhalb der einzelnen Salamandridengruppen festgestellt zu haben glaubten. Bei den Plethodontinae schien der Markraum der Femora und Humeri um so weiter in die Epiphysen ausgedehnt, je kleiner das Skelettstück. Umgekehrt wäre bei den Desmognathinae die Markraumausdehnung nach den Enden hin in den größeren Knochen beträchtlicher als in den kleinen. Dies läßt sich bei Berücksichtigung unseres gesamten Materials von Salamandridae nicht aufrecht erhalten.

Es ist einleuchtend, daß das Längenwachstum eines Skeletteiles eine Beschränkung erfährt, wenn der Markraum sich epiphysenwärts ausdehnt, die am Rande der Diaphysen-Epiphysengrenze gelegene Proliferationszone mehr oder weniger zerstört und durch Ablagerung von Knochen an seinen Wandungen der Epiphyse eine mehr feste und starre Beschaffenheit verleiht. Dies geschieht fast überall zuerst proximal und erst später distal, was sehr wohl mit unserer Beobachtung über-

einstimmt, daß das Wachstum meist am distalen Diaphysenende ein lebhafteres ist. Sind beide Epiphysen von Markraumausläufern erfüllt, dann ist das Längenwachstum des betreffenden Skeletteiles als im wesentlichen abgeschlossen anzusehen. Dies wird also um so früher eintreten, je geringer die definitive Größe der in Rede stehenden Tierart ist. Nur an zwei Stellen glaubten wir zu bemerken, daß der Markraum zuerst oder vorwiegend in der distalen Epiphyse sich ausbreitet. Dies war der Fall an der Fibula von Salamandrina perspicillata und am Radius von Batrachoseps. Hier würde also ein proximal lebhafteres Längenwachstum anzunehmen sein.

Die Lichtung des Markraumes ist in kleineren Skeletteilen und bei geringem Umfang einheitlich. In größeren Skeletteilen und bei größerem Umfang pflegt nur der mittlere Abschnitt des Markraumes einheitlich zu sein, während die erweiterten Endabschnitte durch Bälkchen von verkalktem und sklerosiertem Knorpel, auf welchen in wechselndem Umfang Markknochen abgelagert wurde, in Unterabteilungen zerlegt sind. Nur ganz vereinzelt sehen wir derartige Bälkchen — sämtlich stehengebliebene Reste des Achsenknorpels — auch im mittleren Teil des Markraumes, so z. B. im Humerus von Desmognathus quadrimaculatus und im Humerus und der Ulna von D. brimleyorum.

Den Inhalt der Markräume bildet ein von Blutgefäßen durchzogenes Knochenmarkgewebe, in dem wir außer Markzellen mit verschiedenen Arten von Kernen auch Riesenzellen und Fettzellen erkannten. Eine genauere histologische Untersuchung des Knochenmarkes wurde nicht vorgenommen. Auffällig erschien aber sein verschiedenes Verhalten bei Desmognathinae und Plethodontinae einerseits, bei Amblystomatinae und Salamandrinae andererseits. In den ersten beiden Salamandridengruppen ist das Knochenmark außerordentlich reich an kleinen Zellen mit rundlichen und polymorphen, ziemlich dunkel gefärbten Kernen, arm an Fettzellen, die bei Desmognathus fuscus, D. quadrimaculatus, D. ochrophaeus, Spelerpes ruber, Manculus quadridigitatus, Plethodon glutinosus überhaupt fehlen. Bei den Amblystomatinae aber und den Salamandrinae ist das Knochenmark ganz außerordentlich reich an Fettgewebe. Diese Differenz kann wohl nicht allein auf Altersunterschiede zurückgeführt werden. Eher würde als ursächlicher Faktor die Jahreszeit in Betracht kommen. Doch bereitet auch diese Annahme einige Schwierigkeiten, da die von uns untersuchten Tiere aus sehr verschiedenen Quellen stammen, und es nicht sehr wahrscheinlich erscheint, daß die Vertreter je einer Gruppe alle zu derselben Jahreszeit und im selben Stadium ihrer Blutbildung gefangen wurden. Jedenfalls muß daran gedacht werden, daß auch in der Gesamtorganisation dieser beiden Gruppen von Caducibranchiaten Unterschiede bestehen, die das verschiedene Verhalten des Knochenmarkes verursachen. Diese Vermutung wird verstärkt durch die oben besprochene Feststellung, daß Salamandrinae und Amblystomatinae einerseits, Desmognathinae und Plethodontinae andererseits sich in dem Ausbildungsgrad der Markräume voneinander unterscheiden. Sie sind bei den letztgenannten beiden Gruppen, deren Knochenmark arm an Fettzellen ist, viel weniger umfangreich, und gleichzeitig erscheinen ihre Extremitäten relativ gering an Größe.

Die Wandungen des Markraumes werden im Bereich der Diaphyse gebildet vom periostalen Knochenmantel, Resten des Diaphysenknorpels und der Auskleidung mit Markknochen. Der Periostknochen besitzt im mittleren Diaphysenabschnitt eine ansehnliche Dicke, nach den beiden Enden hin wird er allmählich immer dünner; namentlich ist dies distalwärts der Fall in all den größeren Skeletteilen, in denen distal das Wachstum rascher vor sich geht als proximal. Die größte Dicke des Periostknochens liegt hier auch stets proximal von der Mitte des Skeletteiles. Aehnlich wie bei den niederen Formen ohne Markraum entspricht auch bei den Salamandriden der größte Durchmesser des Periostknochens sowie dessen mittlere Dicke im ganzen der Größe des betreffenden Skeletteiles und dem Alter der Tiere. Sehr häufig bemerkten wir in den großen Skeletteilen, den Femora und Humeri, Lücken in dem periostalen Knochenüberzug in der Nähe der Diaphysenenden, sowohl proximal wie distal bei Desmognathinae und Salamandridae, nur distal bei Plethodontinae. Sie fehlten ganz nur bei den Amblystomatinae. Bei den Desmognathinae und Salamandrinae sind diese Lücken distal stärker ausgebildet, sie stehen also wohl auch im Zusammenhang mit dem rascheren Fortschreiten des Wachstumsprozesses am distalen Ende des Skeletteiles. Bei dieser Annahme ist zu vermuten, daß das Auftreten der Lücken auf eine unvollständige Ausbildung von periostaler Knochensubstanz, nicht auf Resorptionsvorgänge zurückzuführen ist. Zudem waren als Osteoklasten zu deutende mehrkernige Riesenzellen nur am Femur von Desmognathus ochrophaeus und am Humerus von Triton pyrrhogaster nachweisbar. Doch fanden sich ausgeprägte Howshipsche Lakunen nur bei Desmognathus. Als Zeichen abgelaufener Resorptionsprozesse, die vom Markraum her ihren Ausgang nehmen, bemerkten wir undeutliche Resorptionslinien im Periostknochen des Humerus von Batrachoseps, von Triton taeniatus und pyrrhogaster. Unter den Plethodontinae fehlen die Lücken im Periostknochen des Femur von Spelerpes und des Humerus von Plethodon. Dort, wo sie vorhanden sind, schienen sie um so beträchtlicher zu sein, je kleiner der betreffende Skeletteil war. Durch die Lücken des Periostknochens hindurch treten tiefer gelegene Teile der Markraumwandung an die Oberfläche des Skeletteiles und gelangen somit in Berührung mit der bindegewebigen äußeren Hülle, dem Periost resp. Perichondrium. Gelegentlich ist deutlich zu erkennen, daß es sich um Teile des Diaphysenknorpels handelt, die in den Periostknochenlücken oberflächlich zutage treten. Vielfach aber scheint es sich um Markknochen zu handeln, der, wie erwähnt, von sklerotisch verändertem Knorpel in dünnen Schichten nicht unterschieden werden kann. Es ist aber nicht verständlich, wieso ohne von außen her angreifende Resorptionsprozesse Markknochen in Berührung mit dem Periost geraten könnte. Da diese Resorptionen nicht nachgewiesen sind, neigen wir der Ansicht zu, daß stets nur Teile des Diaphysenknorpels im verkalkten oder im sklerosierten Zustand durch die Lücken des Periostknochens hervortreten.

Nirgends sind bei Salamandriden, abgesehen von Amblystoma mexicanum, die Reste der knorpeligen Anlage im Bereich der Diaphyse noch in irgend beträchtlichem Umfange erhalten. Relativ am bedeutendsten sind sie in den kleinsten und kleinen Skeletteilen. Hier läßt sich vielfach eine dünne Knorpelplatte zwischen Periost-

und Markknochen noch durch die ganze Diaphysenlänge hindurch verfolgen. In allen größeren Skeletteilen ist der Rest des Diaphysenknorpels auf einem wechselnd langen mittleren Abschnitt völlig unterbrochen, und er bleibt nur an den beiden Diaphysenenden als ein dünner Hohlzylinder zwischen den Knochenmassen erhalten. Distal ist dieser Hohlzylinder stets viel länger als proximal, ebenfalls ein Zeichen für das distal lebhaftere Wachstum. Der Knorpel ist teilweise verkalkt, teilweise sklerosiert.

Die innere Auskleidung des Markraumes bildet in mehr oder weniger vollständiger Weise eine Schicht von Markknochen. Diese ist meist um so bedeutender, je größer der Skeletteil und je älter das betreffende Tier ist. In den größeren Skeletteilen ist die Dicke des Markknochens gering in einem mittleren Abschnitt, der etwas proximal von der Diaphysenmitte gelegen ist. Hier kann der Markknochen auch streckenweise gänzlich fehlen. Gegen die Diaphysenenden zu pflegt die Markknochendicke zuzunehmen. Namentlich ist dies distalwärts der Fall, und auch dies deutet auf lebhaftere Wachstums- und Bildungsvorgänge im distalen Abschnitt der meisten Skelettstücke. Unter den Desmognathinae ist die Markknochenablagerung besonders gering bei Desmognathus ochrophaeus. Mehrfach beobachteten wir eine ungleichmäßige Schichtung des Markknochens, die auf stattgehabte Resorptionserscheinungen hinweist. Dies war der Fall bei Desmognathus brimleyorum, im Humerus von Batrachoseps, Triton taeniatus und pyrrhogaster. An vielen Stellen war an der Innenfläche des Markknochens eine einfache Reihe von ovalen Kernen nachweisbar, die offenbar einer Osteoblastenschicht angehört.

Berechnen wir aus der Summe der größten mittleren Periostknochendicke und des Durchmessers des Markknochens in der Gegend der Achsenteilenge die größte mittlere Dicke der gesamten Markraumwandung, wie die letzte Zahlenreihe der Tabelle 2 erkennen läßt, so finden wir, daß diese Zahl im allgemeinen mit der Länge des ganzen Skeletteiles parallel geht. Nur das Femur von Spelerpes ruber fällt durch eine ganz außerordentliche Wanddicke auf.

Endlich vergleichen wir noch die Zahl, Lage und Gestalt der Gefäßkanäle, die bei den verschiedenen Skeletteilen der Caducibranchiaten dem Markraum die Gefäße von außen zuleiten. Im einfachsten Fall finden wir 1, 2 oder mehrere Gefäßkanäle, die dem mittleren Abschnitt der Diaphyse angehören und entweder direkt radiär verlaufen oder etwas schräg von proximal oder distal der Gegend der Achsenteilenge oder der Mitte der Diaphyse zustreben. Ein solches Verhalten finden wir in weitester Verbreitung in den kleineren Skelettstücken, den Metacarpalien, Metatarsalien und Phalangen von Hand und Fuß bei Desmognathinae, Plethodontinae, Amblystoma opacum und einer Reihe von Salamandrinen. Wir finden es aber auch nicht ganz vereinzelt in den Knochen des zweiten Extremitätenabschnittes, Radius und Ulna von Desmognathus fuscus, Amblystoma opacum und wohl auch Plethodon, Radius von Desmognathus quadrimaculatus und Stereochilus, Tibia und Fibula von Desmognathus ochrophaeus, Manculus, Spelerpes ruber, Amblystoma opacum. Von den ganz großen Skeletteilen des ersten Extremitätenabschnittes sind hier nur zu erwähnen der Humerus von Desmognathus fuscus und das Femur von Amblystoma opacum. Bei weitem der

Mehrzahl der übrigen von uns untersuchten Skeletteile kommt eine größere Anzahl von Gefäßkanälen zu. Diese erscheinen bei Amblystoma mexicanum in Humerus und Femur, Radius und Ulna, Metacarpalien und Phalangen über den größten Teil der Diaphyse hin verbreitet, lassen aber immer die Enden der Diaphyse frei, da hier proximal sowohl wie distal ein Knorpelkern von den Rändern des periostalen Knochenrohres umfaßt wird, der ganz massiv ist und keine Gefäßkanäle einschließt. Bei den anderen Salamandriden sind die in größerer Zahl vorhandenen Gefäßkanäle meist derart auf drei Gruppen verteilt, daß eine Anzahl von Kanalmündungen sich im mittleren Diaphysenabschnitt, mehr oder weniger deutlich in Beziehung zur Achsenteilenge, vorfindet, und außerdem je eine Gruppe von Kanälen in der Umgebung des proximalen und des distalen Diaphysenendes sich verteilt. Einen solchen Befund stellten wir vereinzelt an Metacarpalien, Metatarsalien und Phalangen von Salamandrinen fest. Gelegentlich kommt er auch im zweiten Extremitätenabschnitt vor. Wir fanden ihn hier an Radius und Ulna von Desmognathus brimleyorum und Triton torosus, am Radius von Triton taeniatus und der Fibula von Triton viridescens. Fast allgemein beobachteten wir drei Gruppen von Gefäßkanälen in den großen Knochen des ersten Extremitätenabschnittes, den Humeri und Femora, bei Desmognathinae, Amblystoma opacum und den Salamandrinen. Bei verhältnismäßig wenigen Skeletteilen konstatierten wir eine Verteilung von Gefäßkanalmündungen über die ganze Diaphysenoberfläche bis zu deren Enden. Beispiele für dieses Verhalten sind einige Metacarpalien, Metatarsalien und Phalangen von Triton viridescens, taeniatus, pyrrhogaster und torosus, ferner die Tibia von Triton viridescens, Tibia und Fibula von Salamandrina perspicillata und Humerus, Radius und Ulna von Triton pyrrhogaster. Diese Befunde sind wohl von der häufiger beobachteten Verteilung zahlreicher Gefäßkanäle auf drei Gruppen nicht prinzipiell verschieden, sondern nur durch ein Verschwinden resp. Ausbleiben der Grenzen zwischen den drei Gruppen zu erklären. Demnach können wir aus der überwiegenden Mehrzahl unserer Beobachtungen den Schluß ziehen, daß in den kleineren Skeletteilen meist nur 1, 2 oder wenige Gefäßkanäle in der Gegend der Diaphysenmitte vorkommen. Mit der Größe der Skeletteile nimmt auch die Zahl der Gefäßkanäle zu, die sich allmählich über die ganze Diaphysenoberfläche ausbreiten bis an deren Enden, und dann meist auf drei getrennte Gruppen verteilen, von denen eine im mittleren Diaphysenabschnitt, in der Gegend der Achsenteilenge, die anderen beiden an den Diaphysenenden liegen. Es muß aber bemerkt werden, daß die Zahl und Anordnung der Gefäßkanalmündungen nicht genau mit der Größe der Skelettstücke parallel geht. Eine besonders hervorzuhebende Ausnahme sind die mit nur 1—2 Gefäßkanälen in der Diaphysenmitte ausgestatteten, keineswegs kleinen Metatarsalien und Phalangen von Salamandra maculosa. Daß die Gefäßkanäle zuerst im mittleren Diaphysenabschnitt erscheinen und erst später neue Kanäle an den Enden hinzutreten, lehren uns die ontogenetischen Befunde bei Salamandra maculosa in den verschiedensten Skeletteilen.

Ein völlig abweichendes Verhalten in der Anordnung der Gefäßkanäle lehren uns die größeren Skeletteile aller Plethodontinae kennen

und ihnen gesellt sich noch Triton taeniatus mit Ulna und Humerus bei. Bei Manculus fanden wir nur am proximalen Ende der Femurdiaphyse eine Gruppe von drei Kanalmündungen. Die meisten übrigen Skeletteile zeigen eine proximal und eine distal am Diaphysenende gelegene Gruppe von Gefäßkanälen. Dies gilt für den Humerus von Batrachoseps, Plethodon, Stereochilus, Triton taeniatus, Radius von Batrachoseps, Ulna von Triton taeniatus und Femur von Spelerpes. Nur eine distale und eine mittlere Gruppe von Gefäßkanälen fanden wir an der Ulna von Batrachoseps. Worauf dies abweichende Verhalten beruht, läßt sich aus unseren Beobachtungen nicht feststellen.

In einer Reihe von Fällen lagen auch einzelne Gefäßkanäle ganz im Bereich der Epiphysen, in deren Innerem sich Markräume entfaltet haben. Meist ist dies proximal der Fall. So fanden wir je einen proximalen E p i p h y s e n k a n a l im Femur von Manculus, Femur von Salamandrina perspicillata und Humerus von Desmognathus fuscus, deren drei im Humerus von Plethodon und Stereochilus. Im Humerus von Triton taeniatus schien neben mehreren proximalen auch ein distaler Epiphysenkanal vorzukommen. Einige proximale und gleichzeitig distale Epiphysenkanäle bemerkten wir auch in Radius und Ulna von Triton taeniatus, im Humerus von Batrachoseps und je einen im Humerus von Amblystoma opacum. Die meisten dieser Tiere sind offenbar voll ausgewachsen, einzelne unter ihnen sogar ungewöhnlich große Tiere. Bemerkenswert erscheint, daß Epiphysenkanäle offenbar bei Plethodontinae, die sich auch sonst durch die Anordnung ihrer Gefäßkanäle auszeichnen, besonders häufig sind.

Die Gefäßkanäle haben alle nur eine geringe Länge, da die Markraumwandungen, die sie durchbohren, ja meist nur von geringer Dicke sind, und die große Mehrzahl der Gefäße direkt in radiärer Richtung von außen nach innen eindringt. Namentlich ist dies in der Umgebung der Diaphysenenden der Fall. Die im mittleren Abschnitt der Diaphyse mündenden Kanäle streben der Gegend der Achsenteilenge oder der Diaphysenmitte zu und verlaufen deshalb zum Teil schräg, aber niemals auf eine längere Strecke. Die Weite der Gefäßkanäle ist sehr wechselnd, doch sind ganz besonders weite und sehr enge Kanäle selten, und meist ist ihr Durchmesser bei den verschiedenen Formen und Skeletteilen nicht sehr verschieden. Sehr vielen Gefäßkanälen kommt eine Auskleidung mit Markknochen zu, die ebenso wie die des Markraumes sehr an Dicke wechselt und von dem Alter des Tieres und dem des Gefäßkanals selbst abhängig zu sein scheint. Anastomotische Verbindungen der Gefäßkanäle untereinander wurden öfters von uns bemerkt an solchen Skeletteilen, die reich mit Gefäßkanälen versehen sind. Namentlich beobachteten wir sie in reicher Ausbildung nach den verschiedensten Richtungen hin bei Amblystoma mexicanum, aber auch bei mehreren Salamandriden.

N e b e n d e r G r ö ß e d e r S k e l e t t e i l e k o n n t e n w i r n o c h z w e i F a k t o r e n a l s b e s t i m m e n d f ü r d e n R e i c h t u m a n G e f ä ß k a n ä l e n e r k e n n e n , n ä m l i c h d i e I n t e n s i t ä t d e s W a c h s t u m s u n d d e n U m f a n g e i n e s b e s t i m m t e n K n o c h e n - a b s c h n i t t e s. Wir stellten z. B. fest, daß der intensiver wachsende proximale Abschnitt des Metacarpale I von Desmognathus brimleyorum besonders reich mit Gefäßkanälen ausgestattet ist. Namentlich aber fiel uns oft auf, daß der rascher wachsende distale Abschnitt der Diaphyse auch mit einer größeren Zahl von Gefäßkanälen versehen

ist. Als Beispiele nennen wir die Humeri von Batrochoseps und Stereochilus, das Femur von Desmognathus ochrophaeus und manche größere Skelettstücke von Salamandrinen. Es muß aber auch daran gedacht werden, daß die stärker wachsenden distalen Teile der großen Extremitätenknochen eine plumpere, breitere Gestalt besitzen als die proximalen, und daß hierauf vielleicht der größere Reichtum an Gefäßkanälen zurückzuführen ist. Wie sehr auch eine derartige Annahme berechtigt sein kann, lehrt uns der Vergleich von Radius und Ulna von Triton pyrrhogaster. Die Befunde machen es wahrscheinlich, daß diese beiden Knochen distal lebhafter wachsen, doch ist die Ulna am proximalen und der Radius am distalen Ende der Diaphyse mit einer besonders großen Zahl von Gefäßkanälen versehen. Diese beiden Enden sind aber gleichzeitig auch die umfangreicheren und die Ulna ist distal, der Radius proximal schlank geformt. Aehnliche Zustände bemerkten wir an den Unterarmknochen von Menopoma.

Mannigfache Beobachtungen an jugendlichen, aber auch an erwachsenen Tieren lehren uns, daß die Bildung der Gefäßkanäle hauptsächlich durch die Tätigkeit von Osteoklasten geschieht, durch deren resorbierende Wirksamkeit den Gefäßen ein Weg in das Innere der Skeletteile gebahnt wird. Nicht selten konnten wir die Osteoklasten als mehrkernige Riesenzellen in Lakunen eingebettet direkt beobachten. Wir konnten aber auch auf die Bildung von Gefäßkanälen durch Resorption schließen, weil wir eine in jugendlichen Stadien einheitliche Knochenschale bei älteren Tieren durchbrochen antrafen, und weil wir öfters feststellten, daß die konzentrische Streifung des Periostknochens an der Stelle der Gefäßkanäle völlig gestört war und nur streckenweise in ihrem Verlauf durch die Gefäße sich beeinflußt zeigte. Letzteres Verhalten deutet auf eine Anbildung von Periostknochen um bereits vorhandene Gefäßkanäle, wie denn überhaupt auch die gelegentliche Anlage von Gefäßkanälen direkt bei dem Beginn der periostalen Knochenbildung nicht in Abrede gestellt werden soll.

Vergleichen wir schließlich den Bau der kurzen Elemente des Hand- und Fußskeletts bei den verschiedenen von uns untersuchten Vertretern der einzelnen Gruppen von Urodelen, so finden wir in den großen Zügen keine sehr mannigfaltigen Einrichtungen. Im einfachsten Fall sind die Carpalia und Tarsalia massive Stücke von unverkalktem Hyalinknorpel. In diesem Zustand finden wir sie übereinstimmend trotz sehr beträchtlicher Größenunterschiede bei allen Phanerobranchiaten und Cryptobranchiaten und unter den Caducibranchiaten bei allen Desmognathinae und Plethodontinae, sowie bei Amblystoma mexicanum. Der andere von uns untersuchte Vertreter der Amblystomatinae, Ambl. opacum, zeigt höhere, kompliziertere Einrichtungen in ähnlicher Weise wie die sämtlichen Salamandrinae. Diese bestehen entweder darin, daß das massive Knorpelelement in seinen zentralen Partieen verkalkt oder daß die zentralen verkalkten Partieen eingeschmolzen werden durch einwuchernde Gefäßkanäle, womit sklerotische Veränderungen des Knorpels und Ablagerung von Knochenschichten einhergehen. Die in das Knorpelstück eindringenden Gefäßkanäle bilden in dessen Zentrum einen Markraum, dessen Ausdehnung meist sehr beträchtlich ist, so daß an manchen Strecken, namentlich dorsal und palmar resp. plantar nur eine ganz dünne Knorpelwand stehen bleibt. Diese fanden wir in fast allen Fällen verstärkt durch eine ebenfalls sehr dünne und oft nicht ganz deutlich

erkennbare Schicht von grobfaserigem Periostknochen, der sich namentlich dorsal und palmar resp. plantar ausbreitet, sich aber auch auf die seitlichen Flächen ausdehnen kann (Salamandrina perspicillata). Ob die Ausbildung des Periostknochens dem Auftreten der Markräume vorangeht oder dieser nachfolgt, läßt sich für die meisten unserer Präparate nicht feststellen. Bemerkenswert ist aber, daß wir in dem größten Carpale von Amblystoma opacum zwar einen Markraum, aber keinerlei Knochenbildung beobachteten. Außer dem Periostknochen wird auch meist Markknochen gebildet als eine stets dünne Auskleidung des Markraumes, die sich nur unsicher vom sklerosierten Knorpel unterscheiden läßt. Die Zahl der Gefäßkanäle ist sehr verschieden. Sie ist im großen und ganzen proportional der Größe der Skelettstücke nur mit Ausnahme von Salamandra maculosa. Hier sind die Carpalia und Tarsalia ähnlich wie auch andere Knochen der Gliedmaßen nur mit einzelnen Gefäßkanälen ausgestattet. Die Mündungen der Kanäle liegen bald dorsal, bald plantar resp. palmar. Eine gewisse Regelmäßigkeit oder Beziehungen zu anderen Erscheinungen ließen sich für die Lage der Gefäßkanalmündungen nicht feststellen.

Bei Amblystoma opacum sind noch verhältnismäßig zahlreiche Elemente des Carpus und Tarsus massive Knorpelstücke, fast alle zentral verkalkt, nur ein kleines Tarsale unverkalkt. Im Carpus finden wir nur ein Element mit einem Markraum versehen, aber ohne jede Knochenbildung, während von den 10 Tarsalia 6 einen Markraum besitzen sowie einen äußeren Belag mit Periostknochen und einen inneren mit Markknochen. Im Hand- wie im Fußskelett sind es die größten Elemente, die einen Markraum besitzen. Aehnliches finden wir im Carpus der Salamandrinen, wo die kleinen Stücke noch massiv aus Knorpel bestehen, während die größeren und ebenso alle Tarsalia mit Markräumen, Periostknochen und Markknochen ausgestattet sind. Die höchstentwickelten, kompliziertesten Einrichtungen liegen also im Tarsus der Salamandrinen vor. Hier zeigen alle Elemente Markraum und Knochenbildung, während im Carpus die kleinen Stücke einfacher gebaut sind. Aehnlich wie die Salamandrinen verhält sich Amblystoma opacum. Auch hier ist der Tarsus reicher an kompliziert gebauten Skelettstücken als der Carpus. Da wir hier überall gerade in den großen Skeletteilen die fortgeschritteneren Einrichtungen verwirklicht finden, erscheint es besonders auffallend, daß das nahe verwandte und durch seine Körpergröße ausgezeichnete Amblystoma mexicanum durchweg in seinen Carpalia und Tarsalia dieselben ganz einfachen Zustände erkennen läßt wie bei Phanerobranchiaten und Cryptobranchiaten und auch den Desmognathinae und Plethodontinae. Dies Erhaltenbleiben eines primitiven Zustandes bei einem einzelnen Vertreter der Amblystomatinae müssen wir als einen weiteren Beweis dafür ansehen, daß Amblystoma mexicanum, wie in vielen anderen Charakteren, so auch im Aufbau der Skeletteile seines Carpus und Tarsus auf einem larvalen Zustand stehen geblieben ist. Die beschränktere Verwendung seiner Extremitäten wegen seines dauernden Aufenthaltes im Wasser kann dafür nicht ausschließlich ins Gewicht fallen, da wir ganz dieselben Einrichtungen bei den Desmognathinae und Plethodontinae vorfanden, die sich nach den Angaben von GADOW auch am Lande bewegen in ähnlicher Weise wie die Salamandrinae. Warum bei den letzteren und bei Amblystoma opacum die Carpalia und Tarsalia viel komplizierter gebaut

sind als bei den ihnen relativ nahe verwandten und eine ganz ähnliche Lebensweise führenden Desmognathinae und Plethodontinae, läßt sich kaum entscheiden, doch muß auch hier wieder auf die relativ geringe Größe der Extremitäten, die geringe Ausbildung des Markraumes in deren Skeletteilen und das besondere Verhalten des Knochenmarks in den zuletzt genannten beiden Gruppen der Salamandriden hingewiesen werden.

Unterschiede im Verhalten der vorderen und der hinteren Gliedmaße waren nur in beschränktem Umfange nachweisbar. Sie bestehen darin, daß gelegentlich Elemente des Fußskelettes einen komplizierteren, höher organisierten Bau zeigen als diejenigen des Handskelettes. Derartige Befunde machten wir vor allem bei Amblystoma opacum, bei welchem die Verknöcherung im Tarsus viel weiter fortgeschritten ist als im Carpus. In derselben Richtung verwertbar ist noch die Beobachtung, daß die Metacarpalien und Phalangen eines ausgewachsenen Batrachoseps einfacher gebaut sind als die Metatarsalien und Phalangen eines viel kleineren und jugendlicheren Manculus. Auch ist nach den bei Salamandriden vorgenommenen Messungen wahrscheinlich, daß die Dicke des Periostknochens im Femur etwas beträchtlicher ist als im Humerus. Andererseits lassen sich unsere Beobachtungen in derselben Gruppe dahin deuten, daß im Humerus die Markraumausdehnung epiphysenwärts beträchtlicher ist als im Femur, ganz unabhängig von der absoluten Länge der Skeletteile.

Ergebnisse.

Die in der vorstehenden Vergleichung zusammengestellten Befunde an erwachsenen Urodelen stellen eine fortlaufende Reihe dar, die, von einfachen Zuständen anfangend, zu immer komplizierteren, höheren ansteigt und das Bild eines Entwicklungsvorganges liefert. Etwa parallel dieser Reihe läuft der ontogenetische Entwicklungsgang des Knochenaufbaues bei Salamandra maculosa. Wir beachten ferner, daß wir die einfachsten Zustände bei den fossil erhaltenen ältesten Urodelen und bei denjenigen unter den lebenden Formen beobachten, die auch ihrer übrigen Organisation nach im ganzen primitiv erscheinen. Alle diese Erwägungen lassen es uns als berechtigt erscheinen, unsere vergleichenden Befunde zum Ausgangspunkt zu nehmen für eine, allerdings in manchen Punkten noch recht hypothetische, Darstellung der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Knochenaufbaues. Wir sind darüber teils aus der oben eingehend berücksichtigten Literatur, teils aus unseren Beobachtungen zu folgenden Vorstellungen gelangt: Die im Anfang ganz aus Knorpel bestehenden Skelettstücke sind von einem dicken, derbfaserigen, ziemlich zellreichen Perichondrium umhüllt[1]. In dessen

1) Nach der Ansicht von Lubosch (1910, p. 325—327, Fig. 220, 221, 222) ist in den niedersten Zuständen das Perichondrium ganz zart und wird erst später, wie die Befunde bei Phanerobranchiaten zeigen, dick und derb, sogar knorpelähnlich. Lubosch nimmt an, daß dies Perichondrium stammesgeschichtlich aus aufgelockertem Knorpel hervorgegangen und auch noch ontogenetisch, ebenso wie der von ihm umschlossene Knorpel, auf Vorknorpelgewebe zurückzuführen ist. Die Auflockerung der oberflächlichen Partien eines knorpeligen Skeletteiles soll stammesgeschichtlich durch die Wirksamkeit der an der Oberfläche des Knorpels ansetzenden Muskulatur

tiefsten, an den Knorpel angrenzenden Schichten beginnt die Bildung von Knochensubstanz, die zuerst eine Schale um den mittleren, schlanksten Teil des stabförmigen, knorpeligen Skelettstückes bildet. Sie dehnt sich von da aus nach den Diaphysenenden hin allmählich aus und wächst gleichzeitig durch Apposition in die Dicke. Auch das Periost erscheint in primitiven Verhältnissen als eine dicke Schicht von ziemlich derbfaserigem Bindegewebe. Es mag dies mit dem Verhalten der Muskulatur zusammenhängen. Wir können uns vorstellen, daß die noch wenig gesonderte Muskelmasse, die den Skeletteil umhüllt, mehr auf diesen im ganzen wirkt durch eine derbe, gleichmäßig entfaltete Bindegewebsschicht. Je mehr die Muskulatur sich sondert in einzelne, selbständig wirkende Teile, um so mehr erfolgt eine Lockerung des Perichondrium resp. Periostes. Möglicherweise gehen Endabschnitte der Muskeln aus Teilen eines derbfaserigen Periostes hervor. Je mehr die Muskulatur in einzelne Abschnitte zerfällt, die selbständige Angriffspunkte an dem zu bewegenden Skeletteil besitzen, um so lockerer und zarter wird die zwischen den Muskelendigungen gelegene Beinhaut. Es kann nicht wunderbar erscheinen, daß die Fibrillen des perichondralen resp. periostalen Bindegewebes in frühen embryonalen Stadien noch fein, zart und locker gefügt erscheinen, auch wenn die gesamte Schicht im Vergleich mit dem ausgebildeten Zustand recht dick erscheint. Hier kann keine vollständige Uebereinstimmung zwischen Phylogenese und Ontogenese bezüglich der Dicke der Fibrillenbündel und der Dichtigkeit der Textur erwartet werden. Die zuerst gebildete periostale Knochensubstanz hat den Charakter des von GEGENBAUR als Wurzelstock, im übrigen meist als geflechtartig bezeichneten Knochengewebes. Es erscheint als ein Gewirr in den verschiedensten Richtungen sich kreuzender, zum Teil recht derber Fibrillenbündel, die durch eine nicht näher erkannte Kittsubstanz zusammengehalten werden. Zwischen den Fibrillenbündeln liegen in sehr ungleichmäßiger Verteilung große, unregelmäßig geformte Zellen eingelagert in Knochenhöhlen, die sich durch ihre starke Verzweigung und den Reichtum von weit ausgedehnten, dicken, verästelten Fortsätzen auszeichnen. Eine bestimmte Orientierung der Zellen scheint zu fehlen. Die bei niedrig stehenden Formen ziemlich regelmäßig beobachtete feinfaserige, zirkuläre, zellenlose innerste Knochenschicht ist noch weiterer Aufklärung bedürftig. Sie ist wohl in Zusammenhang zu bringen mit einer besonderen Anordnung der in jugendlichen Zuständen natürlich viel feineren Fibrillenbündel des Perichondrium. In den später gebildeten, weiter nach außen gelegenen Teilen der periostalen Knochensubstanz geht allmählich der geflechtartige Charakter verloren, und es ändert sich auch das Verhalten der Zellen. Es tritt hier eine undeutliche konzentrische Zeichnung hervor, deren dunkel färbbare Ringe in wechselnden, meist nicht unbeträchtlichen Abständen aufeinander folgen. Die gewebliche Ursache dieser anscheinenden Schichtung wurde nicht festgestellt. Allmählich treten die gröberen Fibrillenbündel gegen die Oberfläche des Periostknochens hin zurück und finden sich hier namentlich an solchen Stellen angehäuft, die der Einpflanzung eines Muskelendes

zustande gekommen sein. Unsere Befunde berechtigen uns nicht, zu dieser Ansicht Stellung zu nehmen, die im übrigen mit den uns beschäftigenden Fragen nicht in näherem Zusammenhang steht.

entsprechen, oder wo die Enden starker Bänder, wie z. B. der Ligg. annularia an den Sehnenscheiden der Finger und Zehen, in den Knochen einstrahlen. Die Hauptmasse der periostalen Knochensubstanz besteht in den oberflächlichen Lagen aus feineren Fibrillenbündeln und vielleicht auch größeren Mengen homogener Grundsubstanz. Je mehr man sich bei der Untersuchung des Querschnittes der Oberfläche nähert, um so dichter folgen die konzentrischen Ringe aufeinander, um so mehr nehmen im ganzen die groben Fibrillenbündel ab, und um so gleichmäßiger und typischer wird die Form der Knochenhöhlen und Knochenzellen. Wenn auch noch hier ganz unregelmäßige Formen zu sehen sind, so erscheint doch die Mehrzahl spindelförmig, mit ihrer Längsachse nach der Längsrichtung des Skeletteiles orientiert und gleichzeitig nach der Oberfläche des Periostknochens hin abgeplattet. Weite, verästelte Ausläufer fehlen auch hier nicht. Die Zellen sind offenbar nicht so ungleichmäßig verteilt wie in der geflechtartigen Knochensubstanz, sondern in etwas regelmäßigerer Weise angeordnet.

Mit der Oberfläche des Knochens steht das Periost in innigem Zusammenhang: Fasern der Beinhaut gehen kontinuierlich in die Fibrillenbündel des Knochens über, und Zellen des Periostes werden allmählich von Knochensubstanz umschlossen und in Knochenzellen umgewandelt. Typische, epithelähnlich angeordnete Osteoblasten mit deutlich sichtbarem Zelleib haben wir an der Oberfläche des Periostknochens nie beobachtet, sondern nur gelegentlich, wie bei Amblystoma mexicanum, regelmäßig reihenweise angeordnete ovale Kerne. Wir gelangen durch unsere Befunde zu der Ueberzeugung, daß die Bildung des Periostknochens zu einem sehr erheblichen Teil durch eine Umwandlung der zentral gelegenen Abschnitte der Beinhaut in Knochengrundsubstanz und Knochenzellen geschieht. Offenbar sind Zellen des periostalen Bindegewebes als Osteoblasten tätig, aber ihre Leistung ist ohne nähere histologische Untersuchung nicht feststellbar, und die als Osteoblasten wirksamen Zellen können bei der von uns angewandten Technik von den benachbarten indifferenten Zellen des Bindegewebes nicht unterschieden werden. Die Form der primitiv gebauten Skeletteile ist entsprechend der geringeren Differenzierung der Muskulatur und der weniger spezialisierten Bewegungen der Extremitäten eine einfache. Das Wachstum ist, wie es scheint, ein unbegrenztes. Es geschieht in der Weise, daß der dem Skeletteil zugrunde liegende Knorpelstab durch eine Proliferationszone, die am Rande der Diaphysen-Epiphysengrenze, anschließend an die sogenannte Ossifikationsgrube, sich vorfindet, sowohl in die Länge wie in die Dicke wächst. Der Periostknochen folgt dem Knorpel in seiner Längen- und Dickenausdehnung nach und nimmt durch Apposition von seiten der Beinhaut her zu. Nach unseren Beobachtungen ist anfangs das Längenwachstum an beiden Diaphysenenden ein gleichmäßiges, später aber meist, wenn nicht in primitiven Zuständen immer, am distalen Ende lebhafter als proximal. Darauf deutet eine allmähliche Verlagerung der anfangs in der Mitte des Skeletteiles gelegenen dünnsten Stelle des Achsenknorpels nach proximalwärts. Eine aktive Verlagerung ist dadurch ausgeschlossen, daß der vom Periostknochen umschlossene Diaphysenteil des Knorpels verkalkt. Ob dies vor oder erst nach Bildung der Knochenschale geschieht, konnte nicht festgestellt werden. Eine selbständige Veränderung des verkalkten und von Knochen umhüllten

Knorpels erscheint ausgeschlossen. Wir haben keine Anzeichen bemerkt, daß an der Oberfläche des Knochens und Knorpels in niederen Zuständen eine nachträgliche feinere Modellierung durch Resorption bereits vorhandener Stützsubstanzen zustande kommt, da wir hier niemals Osteoklasten in größerer Zahl beobachteten. Die periostale Knochenmasse ist dort am dicksten, wo ihre Bildung begann, nämlich in der Gegend der Diaphysenmitte. Dies Verhalten bleibt, abgesehen von später auftretenden leistenförmigen Vorsprüngen, dauernd erhalten, und wenn der Skeletteil am distalen Ende lebhafter wächst als proximal, so finden wir auch den größten Durchmesser des Knochenmantels ebenso wie den geringsten Durchmesser des knorpeligen Achsenstabes proximal von der Mitte des Skeletteiles. Der Stoffwechsel des geflechtartigen und des undeutlich konzentrisch geschichteten Periostknochens scheint kein sehr lebhafter zu sein, da er Schichten von nicht geringer Dicke bilden kann, die keine Blutgefäße einschließen. Die Zufuhr ernährender Substanzen und die Abfuhr von Stoffwechselendprodukten geschieht dann offenbar durch die im Periost gelegenen nicht sehr reichlichen Gefäße, welche mit Saftbahnen im Inneren des nicht sehr dicht gefügten Knochens in Zusammenhang stehen müssen. Als solche dem Stoffwechsel dienende Bahnen kommen in erster Linie die sehr zahlreichen weiten, stark verästelten und miteinander anastomosierenden Ausläufer der Knochenhöhlen in Betracht. Bezüglich ihrer mechanischen Leistungsfähigkeit stehen die relativ umfangreichen, kompakten Massen von Periostknochen mit ihrem nicht an bestimmte, spezialisierte Beanspruchungen angepaßten Gewirr von Fasern auf einem niedrigen Niveau.

Wenn, wie wir angenommen haben, der Periostknochen durch Umwandlung der innersten Periostschichten in die Dicke wächst, kann es uns nicht befremdlich erscheinen, daß außer den Zellen und Fibrillenbündeln auch andere im periostalen Bindegewebe gelegene Gebilde in den Knochen mitaufgenommen werden. Als solche zufällige Einlagerungen des Knochens lernten wir bei Siren lacertina Larven parasitischer Würmer, die in der Lederhaut sich einzunisten pflegen, kennen. In dieselbe Gruppe gehören einzelne Muskelfasern, die wir bei Triton taeniatus vom Periostknochen des Humerus umschlossen fanden. In ähnlicher Weise denken wir uns auch das erste Zustandekommen einer Gefäßversorgung des Periostknochens. Bei der allmählichen Aufnahme des Bindegewebes der Beinhaut in den Knochen müssen auch Gefäßschlingen mit in diesen hinein gelangt sein. Dies geschah wohl zuerst in der Gegend der Diaphysenmitte, dort, wo der Periostknochen seine größte Dicke besitzt. Das erste Eindringen einer Gefäßschlinge in den Periostknochen war also ein mehr zufälliges und nebensächliches, durch die Art der Knochenbildung bedingtes Ereignis. Es tritt erst im höheren Lebensalter des Tieres ein. Erst später im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung gewann diese Gefäßschlinge selbständige Bedeutung für die Ernährung der dicken Knochenmasse und des von ihr umschlossenen verkalkten Knorpels. Sie wurde damit zu einem typischen, vererbten Bauelement des Knochens, das sich vergrößerte und vermehrte und bereits ontogenetisch frühzeitig bemerklich machte. Die Zahl der in den Periostknochen eingelagerten Gefäßschlingen nahm mit der Größe des Skeletteiles und der Dicke des Knochenmantels zu, und von der Stelle des ersten Auftretens in der Gegend der Diaphysenmitte ver-

breiteten sich die gefäßführenden Grübchen auch nach den beiden Diaphysenenden hin. Die anfangs unansehnliche Gefäßschlinge hat dann auch an Größe zugenommen, und es wird ihr ein Weg gebahnt durch Zellen, die, wohl aus dem Gefäßlumen ausgewandert, als mehrkernige Osteoklasten erst den Periostknochen, dann auch den verkalkten Knorpel durch Resorption zerstörten. So entstanden Kanäle, die von Gefäßen und wenig lockerem, gewuchertem Bindegewebe ausgefüllt waren. Die ersten Gefäßkanäle verlaufen wohl anfangs direkt radiär und erhalten erst beim weiteren Längenwachstum des Skeletteiles durch Vorgänge, die von SCHWALBE (1876) näher erörtert wurden, zum großen Teil eine schräge Richtung nach der Diaphysenmitte zu. Innerhalb des axialen Knorpelstabes dehnen sich die Kanäle unter Verzweigungen nach verschiedenen Richtungen weiter aus und treten auch durch Anastomosen miteinander in Verbindung. In primitiveren Verhältnissen erhalten sich beträchtliche Reste des Knorpelstabes durch den ganzen Skeletteil hindurch, die Ausbreitung der Gefäßkanäle erstreckt sich kaum bis an die Diaphysen-Epiphysengrenze, und die Epiphysen bestehen dauernd aus unverkalktem Hyalinknorpel. Das die Gefäße begleitende spärliche Bindegewebe ist locker und feinfaserig und behält seinen indifferenten Charakter als reines Stützgewebe. Wie weit an seinem Aufbau Bestandteile des zugrunde gegangenen Knorpels beteiligt sind, haben wir nicht festgestellt. Eine Beschränkung des Wachstums des Skeletteiles ist durch seinen Bau nicht gegeben, da die Knorpelproliferationszone an den beiden Rändern des periostalen Knochenrohres intakt geblieben ist. Sein Stoffwechsel ist erhöht und damit wohl auch die Möglichkeit eines rascheren Wachstums herbeigeführt. Dieses ist fast durchgehends am distalen Ende des Skeletteiles ein intensiveres. Das Periost wird im erwachsenen Zustand über den größten Teil der Diaphyse hin nur durch eine ganz dünne Schicht von lockerem, feinfaserigem, kernreichem Bindegewebe dargestellt und erscheint nur an den Enden der Diaphyse, in der Gegend der Ossifikationsgrube und Knorpelproliferationszone dicker und derber. Die mechanische Leistungsfähigkeit des Skeletteiles ist insofern erhöht, als Substanz gespart und das Gewicht des Knochens verringert wurde. Es ist anzunehmen, daß die stehengebliebenen Teile von Knochen und Knorpel der Beanspruchung des Skeletteiles entsprechen.

Gleichzeitig mit den Blutgefäßen und dem sie begleitenden Bindegewebe sind vom Periost her auch Osteoblasten in die Gefäßkanäle übergetreten, und diese veranlassen die Abscheidung einer Schicht von Markknochen auf die Wandungen der Gefäßkanäle, soweit diese fertig gebildet sind und kein weiteres Wachstum von ihnen ausgeht. Hand in Hand mit der Bildung des Markknochens, oder vielleicht auch dieser vorauseilend, vollzieht sich eine eigenartige Verwandlung des verkalkten Knorpels in der unmittelbaren Nachbarschaft der Gefäßkanäle. Wir bezeichneten diese bereits mehrfach beobachtete und beschriebene Veränderung des Knorpels als Sklerose unter Verzicht auf eine eingehendere histologische Analyse. Sie ist charakterisiert durch das Auftreten von Schalen um die Knorpelhöhlen, die sich nach Färbung mit Boraxkarmin-Hämalaun-Eosin durch ihre rötliche Färbung und ihr leicht körniges oder faseriges Gefüge mehr oder weniger scharf von der übrigen verkalkten und dunkelblau gefärbten Knorpelgrundsubstanz abheben. Diese Schalen, die auch durch

Zusammenfluß untereinander mehrere Zellhöhlen umfassen können, gehören aber nicht allein der Knorpelgrundsubstanz an, sondern führen auch zu einer Verkleinerung der Zellhöhlen, die gleichzeitig aus der rundlichen Form in eine sternförmig verästelte übergehen können und dann den zellhaltigen Hohlräumen des Markknochens sehr ähnlich werden. Ueberhaupt sind Markknochen und sklerosierter Knorpel häufig nicht deutlich gegeneinander abzugrenzen und in dünnen Schichten nicht mit Sicherheit voneinander zu unterscheiden. Beide Arten von Hartsubstanz sind aber nach unserer Ansicht genetisch völlig unabhängig voneinander. Die Grundsubstanz des Markknochens nimmt ungefähr denselben Farbton an, wie der sklerosierte Knorpel. Sie erscheint homogen oder ganz feinkörnig resp. feinfaserig. Gröbere Fibrillenbündel enthält sie niemals. Außerdem ist sie ausgezeichnet durch eine sehr ausgeprägte konzentrische Schichtung. Die Schichtungsgrenzlinien sind scharf gezogen. Sie folgen in kurzen Abständen aufeinander, die Schichten sind also sehr dünn. Die Zellen des Markknochens sind als Einzelindividuen denen des Periostknochens überaus ähnlich und meist nicht von ihnen zu unterscheiden. In ihrer Gesamtheit erscheinen sie etwas kleiner, etwas weniger reich verästelt und mehr gleichmäßig geformt. Wir vermissen unter ihnen die ganz unregelmäßigen, weit verzweigten Formen des geflechtartigen Knochens und finden sie ähnlicher den Zellhöhlen der undeutlich geschichteten Periostknochensubstanz. Meist sind sie spindelförmig und entsprechend den Knochenschichten abgeplattet und etwas in der Fläche gebogen. Ihr längster Durchmesser ist parallel der Längsrichtung der Knochenschicht eingestellt. Sie sind in ziemlich gleichmäßigen Abständen über die Knochenmasse verteilt. Wir haben also nicht den Eindruck gewonnen, daß die Zellhöhlen des Markknochens eine diesem durchaus eigentümliche Form darstellen, sondern wir finden sie mit den extremsten Zellhöhlenformen des geflechtartigen Periostknochens durch allmähliche Uebergänge verbunden. Während die äußere Oberfläche des Markknochens an die Resorptionsflächen des Periostknochens resp. des Achsenknorpels direkt sich anlagert, erscheint die innere, die Lichtung des Gefäßkanals begrenzende Oberfläche nur locker mit dessen feinfaserigem Bindegewebsinhalt verbunden. An der Oberfläche entlang zieht sich häufig eine einfache Reihe von ovalen Kernen, die flachen, osteoblastenähnlichen Zellen angehören. Wir bemerkten mehrfach, daß diese Kerne und Zellen in die Substanz des Markknochens aufgenommen werden, hier also eine Verdickung der Markknochenschicht durch Apposition sich vollzieht. Eine Beteiligung des die Blutgefäße begleitenden Bindegewebes an der Bildung des Markknochens haben wir nicht nachgewiesen, halten sie aber für wahrscheinlich. Wir sehen in dem deutlich konzentrisch geschichteten, ausschließlich feinfaserigen Markknochen nicht eine von dem Periostknochen prinzipiell verschiedene Bildung, sondern wir nehmen an, daß die im Periost und im Innern der Gefäßkanäle gleichartigen und aus derselben noch unbekannten Quelle stammenden Osteoblasten je nach der bindegewebigen Grundlage, in der sie ihre Wirksamkeit entfalten, ein verschiedenes Produkt liefern. In den allerersten Anfängen der Knochenbildung ist das periostale Bindegewebe zart und locker und die daraus hervorgehende Knochensubstanz feinfaserig. Später wird das Periost dicht und derbfaserig, und die Hauptmasse des primitiven und jugendlichen Periostknochens erscheint als ein Geflecht von

feineren und gröberen Fibrillenbündeln. Endlich gewinnt mit der schärferen Differenzierung der Muskulatur das Periost im allgemeinen eine dünnere, mehr feinfaserige und lockere Beschaffenheit, indem aber wahrscheinlich die Fibrillenbündel entsprechend der Beanspruchung eine mehr regelmäßige Anordnung besitzen und nicht mehr als ein Fasergewirr regellos sich durchflechten. Darauf beruht vermutlich die undeutliche konzentrische Zeichnung des Periostknochens der späteren Bildungsstadien und seine vorwiegend feinfaserige Zusammensetzung, während gröbere Fibrillenbündel nur mehr den Angriffspunkten von Muskeln, Sehnen und Bändern entsprechen. Noch lockerer und zarter ist das wuchernde Bindegewebe, das mit den Gefäßen in den Knochen eindringt und die Grundlage für die Bildung des Markknochens abgibt. Die ganz feinen Fibrillen, die diesen zusammensetzen, sind in ihrem Verlauf in vollkommenster Weise an die mechanischen Leistungen des Skeletteiles angepaßt, und darauf beruht die scharf ausgeprägte Zusammensetzung dieses Knochens aus zahlreichen dünnen konzentrischen Schichten. Auch die Höhlen und Zellen des geflechtartigen, des grobfaserigen und des feinfaserigen Knochens sind nicht grundsätzlich voneinander verschieden. Ihre Formdifferenzen beruhen ausschließlich auf ihren Beziehungen zu der Beschaffenheit der Knochengrundsubstanz. Stellt letztere ein Geflecht von groben Fibrillenbündeln dar, so sind die Zellen in Anpassung an die zwischen den Fasern verfüglichen Räume auch sehr unregelmäßig gestaltet, stark verästelt und ungleichmäßig verteilt. Je regelmäßiger aber die Anordnung der Knochenfibrillen und je gleichmäßiger ihre Dicke wird, um so einförmiger stellen sich auch die Knochenhöhlen und Knochenzellen dar, und um so gleichartiger sind die Abstände, mit denen sich die Zellen über den Knochen verteilen.

Am Beginn ist die Auskleidung der Gefäßkanäle gering. Sie beschränkt sich auf deren mittleren Teil und läßt den Anfang, wo der Periostknochen in die Dicke wächst, und das Ende, von dem aus der Gefäßkanal sich weiter im Achsenknorpel verbreitet, frei. Auf diesem Stadium ist der Markknochen, vielleicht auch noch die Knorpelsklerose von gar keiner oder nur geringer Bedeutung für die Leistungsfähigkeit des Skeletteiles. Je mehr aber die Knorpelsklerose sich verbreitet und je dicker die Schichten von Markknochen werden, um so mehr muß man in diesen beiden Hartsubstanzen für die Mechanik des Skelettes wichtige Elemente sehen. Damit gewinnen die Gefäßkanäle neben ihrer Leistung für die Ernährung des Knochens noch eine zweite, erhebliche Aufgabe und einen neuen Anlaß zu weiterer Verbreitung und Ausbildung. Der Markknochen muß durch die regelmäßige Anordnung seiner Fibrillenbündel gegenüber spezialisierten Beanspruchungen des Skeletteiles leistungsfähiger sein als der grobfaserige, mehr locker gebaute Periostknochen mit seinem unregelmäßigen Gewirr von Fasern. Vielleicht sind auch, wie Aeby (1876) vermutete, die beiden Arten von Knochensubstanz mit einer verschiedenen Energie des Wachstums in Verbindung zu bringen. Es erscheint uns deshalb begreiflich, wenn in dem Aufbau des Skeletteiles der Markknochen gegenüber dem Periostknochen mehr in den Vordergrund tritt und vor allem auch die geflechtartige Knochensubstanz mehr und mehr beschränkt erscheint, zum Teil auch dadurch, daß sie von innen her einer Resorption anheimfällt.

Die den Gefäßkanälen durch ihre Auskleidung mit Markknochen zufallende erhöhte Bedeutung führt, wie oben schon erwähnt wurde, zu einer weiteren Ausbildung der Kanäle. Diese besteht vor allem darin, daß der Achsenknorpel mehr und mehr zugrunde geht und durch einen großen, mehr oder weniger einheitlichen Markraum ersetzt wird, an dessen Wandungen der Markknochen sich ablagert. Der Markraum bildet sich durch anastomotische Vereinigung der Gefäßkanäle, und die sie anfangs trennenden Septen gehen meist völlig verloren und erhalten sich nur an den Enden der Diaphyse. Zuerst erscheint der Markraum in der Gegend der Diaphysenmitte. Von hier aus breitet er sich allmählich nach den Diaphysenenden hin aus. In manchen Fällen bleibt dauernd ein von den Rändern des periostalen Knochenrohres umfaßter Knorpelkern an beiden Enden der Diaphyse erhalten. Meist aber reicht der Markraum beiderseits bis zur Diaphysen-Epiphysengrenze und als Rest des Achsenknorpels finden wir nur an den beiden Enden der Diaphyse einen ganz dünnwandigen, verkalkten oder sklerosierten knorpeligen Hohlzylinder zwischen Periostknochen und Markknochen eingeschoben, während in den mittleren Abschnitten der Diaphyse die beiden Knochenarten direkt aneinander grenzen. Der Rest des Diaphysenknorpels pflegt distal viel länger und ansehnlicher zu sein als proximal. Wir sehen darin einen weiteren Ausdruck für das distal lebhaftere Wachstum der Skeletteile. Ein proximal intensiver vorschreitendes Wachstum glaubten wir nur an wenigen Skeletteilen nachweisen zu können. Es scheint dies kein typischer Befund zu sein. Die starke Ausdehnung des Markraumes steht nicht ausschließlich im Dienste der Gefäßversorgung des Skeletteiles oder einer Erhöhung seiner Leistungsfähigkeit durch Verminderung des Gewichtes, Ersparung an Substanz und Vermehrung des Markknochens. Es kommt noch ein neuer Faktor hinzu. Das ist die Umbildung des die Gefäße begleitenden Bindegewebes in Knochenmarkgewebe, welches bei der Blutbildung eine erhebliche Rolle spielt. Ueber die näheren Umstände des ersten Auftretens von Knochenmarkgewebe haben wir nichts Bestimmtes feststellen können. Dazu wären ausgedehntere Untersuchungen über die Histologie dieses Gewebes und die Vorgänge bei der Blutbildung erforderlich. Offenbar kommt allen Urodelen Knochenmarkgewebe zu. Wir fanden es aber nur bei Plethodontinae und Desmognathinae, sowie bei jungen Salamandra maculosa reich an typischen Markzellen, während es bei erwachsenen Amblystomatinae und Salamandrinae in der Hauptsache aus Fettgewebe besteht. Bei den Phanerobranchiaten und Cryptobranchiaten aber ist das die Gefäße begleitende Bindegewebe, soweit überhaupt vorhanden, völlig indifferent. Weitere Untersuchungen hätten vor allen Dingen auch die Fische zu berücksichtigen.

In den höchsten Graden seiner Ausbildung überschreitet der Markraum auch den Bereich der Diaphyse und dringt mit mehreren Ausläufern in das Zentrum der Epiphysen ein, das vorher verkalkt war. Hier entstehen dann sehr unregelmäßig geformte, buchtige Hohlräume, an deren zum Teil sklerotisch veränderten knorpeligen Wandungen sich ebenfalls Schichten von Markknochen ablagern. Fast stets erfolgt die Markraumausdehnung zuerst in die proximale und erst später in die distale Epiphyse, eine Erscheinung, die sehr wohl übereinstimmt mit unserer Beobachtung, daß fast in allen Skeletteilen das Wachstum distal lebhafter fortschreitet als proximal. Durch die

Einschmelzung zentraler Teile der Epiphysen und Ersatz derselben durch Markräume wird die Knorpelproliferationszone in ihrem Bestande gefährdet, und durch die Ablagerung starrer Markknochenschichten an den Wandungen der Epiphysenmarkräume wird ein weiteres Längenwachstum unmöglich gemacht. Wir finden deshalb nur bei voll ausgewachsenen oder ungewöhnlich großen Tieren der einzelnen Species eine Verbreiterung des Diaphysenmarkraumes epiphysenwärts. Es handelt sich demnach um eine Alterserscheinung, die um so früher eintritt, je geringer die definitive Größe der betreffenden Species und ihrer Extremitätenknochen ist.

Ein Fortschritt in der Ausbildung der Epiphysenmarkräume liegt darin, daß ihnen selbständige Gefäßkanäle zukommen. Wir beobachteten solche in nur geringer Zahl sowohl proximal wie distal bei mehreren der von uns untersuchten Tiere. Eine regelmäßige Erscheinung innerhalb bestimmter Gruppen scheinen sie nicht darzustellen. Sie sind insofern von besonderer Bedeutung, als sie ein Auftreten von Markräumen in der Epiphyse unabhängig von dem langsam epiphysenwärts vordringenden Diaphysenmarkraum ermöglichen. Darin liegt der Anfang für höhere Einrichtungen. Die Weiterentwicklung läuft darauf hinaus, daß die für den Skeletteil mechanisch bedeutungsvollen Knochenkerne in den Epiphysen nicht erst im höheren Alter, sondern in jugendlichen Zuständen bereits zur Ausbildung gelangen. Dies geschieht mit Hilfe der selbständigen Epiphysengefäßkanäle, die es ermöglichen, daß im Zentrum der Epiphyse ein Markraum und Markknochenschichten sich bilden, ohne daß durch Fortsetzung des Diaphysenmarkraumes epiphysenwärts der Knorpel an der Diaphysen-Epiphysengrenze zerstört und damit ein weiteres Längenwachstum des Skeletteiles unmöglich gemacht wird. Es wird also in verhältnismäßig kurzer Zeit und in frühen Stadien der individuellen Entwicklung ein mechanisch leistungsfähiger Skeletteil erzielt, ohne seinem weiteren Wachstum Eintrag zu tun.

Wir wenden uns nunmehr zum Schluß unserer Betrachtungen, indem wir zur Beantwortung der drei von uns aufgeworfenen Gruppen von Fragen übergehen.

Bezüglich der ersten Frage ist zunächst zu konstatieren, daß wir unter der Bezeichnung Sharpeysche Fasern nur bestimmte, senkrecht zur konzentrischen Zeichnung des Periostknochens verlaufende Fibrillenbündel der grobfaserigen Knochensubstanz zu verstehen haben. Es sind rationell zwei Hauptarten von Knochen zu unterscheiden, nämlich grobfaseriger und feinfaseriger. Unter grobfaserigem Knochen ist ein solcher zu verstehen, der grobe Fibrillenbündel einschließen kann, aber durchaus nicht nur aus solchen sich zusammensetzt. Er ist vielfach auch reich an feinen Fasern und an Kittsubstanz. Zu der Frage, ob alle faserigen Bildungen des Knochens kollagene Beschaffenheit besitzen und in welchem Verhältnis sie zu der Kittsubstanz und diese wieder zu den Zellen steht, soll hier nicht Stellung genommen werden. Der grobfaserige Knochen kann in frühen embryonalen und auch primitiven stammesgeschichtlichen Verhältnissen eine geflechtartige Textur besitzen (Wurzelstock Gegenbaurs). In höheren Zuständen überwiegen in dem grobfaserigen Knochen bestimmte Faserrichtungen und er erhält eine nicht sehr ausgeprägte konzentrische Zeichnung, die offenbar auf dem Verlauf der Fibrillen beruht und noch weiterer Aufklärung bedarf. Die Zellen sind etwas

verschieden je nach der Anordnung der Faserungen. In dem Fasergewirr des geflechtartigen Knochens sind sie sehr vielgestaltig, mehr gleichmäßig geformt, entsprechend dem Faserverlauf gestreckt und auch abgeplattet im undeutlich konzentrisch geschichteten grobfaserigen Knochen. Alle Zellhöhlen sind mit sehr zahlreichen, weiten, stark verästelten und lang sich hinziehenden Ausläufern versehen. Der grobfaserige Knochen ist stets ein Produkt des Periost, er hängt mit diesem auf das innigste zusammen und ist in dem Verhalten seiner Faserung von der Textur der Beinhaut direkt abhängig. Das Zement der Zähne und die Substanz der Basalplatte in den Placoidorganen der Selachier ist dem grobfaserigen Knochen zuzurechnen. Er stellt, soweit uns bekannt, die primitivste Erscheinungsform der Knochensubstanz dar, und zwar deshalb, weil die ersten im Bindegewebe auftretenden Skleroblasten innerhalb einer dichten, grobfaserigen Gewebsschicht ihre Wirksamkeit entfalten. Dies gilt in gleicher Weise für die Lederhaut der Selachier wie für die Wurzelhaut der Zähne und das Perichondrium knorpeliger Skeletteile, die in primitiven Verhältnissen und frühen ontogenetischen Stadien von einer noch wenig differenzierten Muskulatur umhüllt sind. Die feinfaserige Knochensubstanz enthält niemals grobe Fibrillenbündel, sie zeigt eine sehr ausgeprägte konzentrische Zeichnung, deren einzelne Linien nur durch geringe Abstände voneinander getrennt sind, und enthält Zellhöhlen, die regelmäßig angeordnet und mehr gleichartig geformt sind, indem eine Längsachse der Längsrichtung der Knochenschicht entspricht und im übrigen die Zelle entsprechend der Oberfläche der Knochenschicht abgeplattet und leicht gebogen ist. Auch diese Knochenhöhlen sind mit zahlreichen Ausläufern ausgestattet. Sie erscheinen aber im ganzen spärlicher und an Umfang geringer als die des grobfaserigen Periostknochens. Alle feinfaserige Knochensubstanz entwickelt sich auf nicht näher zu erörternde Weise durch die Tätigkeit von Skleroblasten innerhalb eines ganz zarten, lockeren Bindegewebes, das in Begleitung von Gefäßen in die Skeletteile eindringt. Die feinfaserige Knochensubstanz ist also stets das Produkt von knochenmarkähnlichem Gewebe und kann deshalb auch als Markknochen bezeichnet werden. Sie ist in gewisser Weise vergleichbar mit dem Dentin der Placoidorgane und der Zähne, das ebenfalls in dem gewucherten lockeren Gewebe einer von Blutgefäßen durchzogenen Bindegewebspapille sich entwickelt. Der Markknochen tritt phylogenetisch und ontogenetisch später auf und stellt die mechanisch vollkommenere, leistungsfähigere Form des Knochengewebes dar. Wir verwerfen somit die Unterscheidung von lamellösem und nichtlamellösem Knochen, weil sie eine rein histologische und nicht gleichzeitig genetische ist.

Bezüglich der Beantwortung der zweiten Frage brauchen wir nur auf die oben gegebene Darstellung des stammesgeschichtlichen Entwicklungsganges des Knochenaufbaues zu verweisen. Wir ersehen daraus, daß die HAVERSschen Kanäle in der Hauptsache von außen entstanden sind und durch Resorption in das Innere des Skeletteiles eindringen. Der ontogenetische Bildungsvorgang der Gefäßkanäle, wie wir ihn bei Säugetieren von innen nach außen sich vollziehen sehen, ist daher als eine Cänogenese zu betrachten, und wir können für seine Beurteilung nicht von den Verhältnissen bei Teleostiern ausgehen. Das erste Auftreten von Gefäßkanälen ist ein zufälliges, in der Art der

periostalen Knochenbildung begründetes. Daran schließt sich ihre Verwendung für die Ernährung des Skeletteiles; ihre Bedeutung wird erhöht durch die an ihren Wandungen sich ablagernden Schichten von Markknochen und durch die Umwandlung des die Gefäße begleitenden Bindegewebes in Knochenmark, das bei der Blutbildung eine Rolle spielt. Zahl und Größe der Gefäßkanäle nimmt zu mit der Gesamtgröße der Skeletteile und mit der Intensität des Wachstums und dem Volum eines bestimmten Knochenabschnittes. Andere für die Ausbildung der Gefäßkanäle maßgebende Faktoren sind wohl noch vorhanden, konnten aber nicht näher ermittelt werden. In erster Linie ist hierbei noch an die funktionelle Beanspruchung der Skeletteile zu denken.

Die dritte Frage endlich können wir dahin beantworten, daß die enchondrale Ossifikation das Ergebnis einer weiteren Verbreitung von Gefäßkanälen im knorpeligen Achsenteil des Skelettstückes ist. Sie hängt also auf das innigste zusammen mit dem Eindringen von Gefäßen in den Skeletteil, die naturgemäß zuerst den Periostknochen und erst später den Knorpel erreichen. Der Markraum entsteht durch die anastomotische Vereinigung von Gefäßkanalverzweigungen und ist wohl bereits bei ausgestorbenen Vorfahren der heute lebenden Amphibien vorhanden gewesen. Anfangs in der Diaphysenmitte gelegen und ganz klein dehnt er sich allmählich immer weiter über die Diaphyse und bis in die Epiphysen hinein aus, wodurch die Leistungsfähigkeit des Skeletteiles sich erhöht, indem sein Gewicht sich relativ vermindert und der verkalkte Knorpel durch den mechanisch bedeutungsvollen Markknochen und das Knochenmark ersetzt wird. Letzteres entsteht aus dem die Blutgefäße begleitenden indifferenten Bindegewebe jedenfalls schon bei den Vorfahren der heute lebenden Amphibien. Die Bedingungen dieser Umbildung von einfachem Stützgewebe in Knochenmark sind uns unbekannt. Sie sind wohl in den Verhältnissen der blutbildenden Organe gelegen und scheinen auszubleiben bei denjenigen rezenten Urodelenformen, die als perennierende Larven ein fast ausschließliches Wasserleben führen. Es gilt dies für die Phanerobranchiaten und Cryptobranchiaten, freilich nicht für Siredon. Die Epiphysenknochenkerne gehen hervor aus Ausläufern des Diaphysenmarkraumes epiphysenwärts, die bei Salamandriden erst in späterem Alter auftreten und das weitere Wachstum des Skeletteiles hemmen. Bei höheren Wirbeltierformen werden diese Epiphysenmarkräume selbständig und erscheinen ontogenetisch früher im Interesse einer rascheren Ausbildung eines leistungsfähigen Skeletteiles, dessen Wachstum aber dadurch vorerst nicht beschränkt wird. Die kurzen Elemente des Carpus und Tarsus bleiben in der stammesgeschichtlichen Entwicklung, wie es scheint, sehr lange knorpelig. Ihre Verknöcherung tritt erst in der Gruppe der Salamandriden auf, insofern sie nur den Salamandrinen und Amblystoma opacum zukommt, den Plethodontinae und Desmognathinae aber noch fehlt. Es ist allerdings daran zu denken, daß vielleicht bei den letzteren beiden Formen ein Rückbildungszustand vorliegt, da wir ja hier relativ kurze Extremitäten beobachteten. Die Verknöcherung der kurzen Skelettstücke geht jedenfalls mit einer höheren Leistungsfähigkeit einher und betrifft zuerst die ganz großen Elemente, die vorher verkalkt waren. Wenigstens sehen wir vielfach die kleinen Elemente aus unverkalktem Hyalinknorpel bestehend, die größeren zentral verkalkt und nur die

größten ossifiziert. Die Ossifikation der sogenannten kurzen Skelettstücke beginnt wohl ebenfalls periostal. Nur bleibt die periostale Knochenbildung auf die freien Oberflächen dorsal und volar resp. plantar beschränkt, da die kurzen Elemente zum größten Teil auch seitlich, und nicht bloß proximal und distal, mit benachbarten Skeletteilen in Verbindung stehen. Die periostale Ossifikation erreicht an Carpus und Tarsus niemals einen beträchtlichen Umfang, wohl infolge ihres ontogenetisch und phylogenetisch späten Auftretens, und bleibt bei den höchststehenden Wirbeltieren völlig aus. Sie wird ersetzt durch die enchondrale Ossifikation, deren Produkt der mechanisch leistungsfähigere Markknochen und das für die Blutbildung wichtige Knochenmark ist. Die Verwendung der Gliedmaßen bei den fast ausschließlich im Wasser lebenden Phanerobranchiaten, Cryptobranchiaten und Siredon gestattet trotz der Größe der Carpalia und Tarsalia deren Erhaltenbleiben auf dem primitiven Zustand eines massiven Aufbaues aus unverkalktem Hyalinknorpel, ein Zeichen dafür, daß die vielseitigere Verwendung der Gliedmaße beim Landaufenthalt mit der Verknöcherung in einem gewissen Zusammenhange steht.

Die Beurteilung unserer Befunde erforderte eine Stellungnahme zu der Frage nach den stammesgeschichtlichen Beziehungen der verschiedenen Urodelengruppen zueinander. Wir sind, wie wiederholt erwähnt wurde und zum Schluß nochmals hervorgehoben sei, auf die Seite derjenigen Autoren getreten, die in den Phanerobranchiaten, Cryptobranchiaten und Siredon Abkömmlinge von Caducibranchiatenformen sehen, Abkömmlinge, die in den Hauptzügen ihrer Organisation auf verschiedenen Larvenstadien stehen geblieben sind, und zwar so, daß die Phanerobranchiaten den niedersten, Siredon den höchsten Zustand repräsentiert. Die Caducibranchiaten zerfielen nach unseren Beobachtungen in zwei Gruppen, von denen die eine, die Desmognathinae und Plethodontinae umfassend, durch eine geringere Ausbildung von Markräumen, einfachen Bau der Carpalia und Tarsalia und das fast völlige Fehlen von Fettzellen im Knochenmark vor der zweiten Gruppe, den Salamandrinae und Amblystoma opacum, sich auszeichnet. Gleichzeitig sind bei den Desmognathinae und Plethodontinae die Extremitäten im allgemeinen kürzer im Vergleich mit der Gesamtlänge des Körpers und der Rumpflänge als bei den übrigen Caducibranchiaten. Ob darin ein niederer, primitiver Zustand oder eine Rückbildung zum Ausdruck gelangt, wäre nur unter Berücksichtigung der Gesamtorganisation dieser Formen zu entscheiden.

Literaturverzeichnis.

1876 ***Aeby***, *Ueber Knochenwachstum. Tageblatt 49. Vers. Deutsch. Naturf. Aerzte. Hamburg, Beilage p. 126.*

1845 ***Arnold***, *Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 1.*

1885 ***Baur, G.***, *Einige Bemerkungen über die Ossifikation der „langen“ Knochen. Zool. Anz., Bd. 8, p. 580—581.*

1886 ***Bergendal, D.***, *Das Knochengewebe der Amphibien. (Bericht von C. M. Fürst über 13. skandin. Naturf.-Vers. Christiania.) Anat. Anz., Bd. 1, p. 189—190.*

1882 **Bizzozero, G., und Torre, A. A.**, *Ueber die Bildung der roten Blutkörperchen bei den niederen Wirbeltieren. Centralbl. f. med. Wiss., p. 577—579.*
1884 — — *Ueber die Entstehung der roten Blutkörperchen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. Virchows Arch. f. pathol. Anat., Bd. 95, p. 1—25, 1 Taf.*
1882 **Boulenger, G. A.**, *Catalogue of the Batrachia gradientia s. caudata and Batrachia apoda in the collection of the British Museum, ed. 2.*
1904 **Braus, Herm.**, *Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts. Hertwigs Handb. d. Entwicklungslehre, Bd. 3, Abt. 2, p. 167.*
1892 **Brehms** *Tierleben, 3. Aufl., herausgegeb. von Pechuel-Lösche, Bd. 7, Kriechtiere und Lurche.*
1852 **Bruch, Carl**, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschr. Allg. Schweizer Ges. ges. Naturw., Bd. 12, 174 pp., 4 Taf.*
1840 **Bruns**, *Handbuch der allgemeinen Anatomie, Bern u. Chur, zit. nach v. Kölliker, 1850.*
1898 **Bugnion, E.**, *La formation des os chez les Batraciens urodèles. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 81. Vers. Bern, p. 116—117.*
1902 **Burckhardt, Rudolf**, *Die Entwicklungsgeschichte der Verknöcherungen des Integumentes und der Mundhöhle. Hertwigs Handb. d. Entwicklungsl., Bd. 2, Abt. 1, p. 349.*
1905 **Claus, C.**, *Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., bearbeitet von Carl Grobben.*
1834 **Dugès, Ant.**, *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différens âges. Mém. présentés par divers savants à l'Académie royale des sciences de l'Institut de France, T. 6, 216 pp., 20 pl.*
1874 **Ebner, Viktor v.**, *Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisierten Lichte. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 70, Abt. 3, p. 105—143, 1 Taf.*
1875 — *Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 72, Abt. 3, p. 49—138, 4 Taf.*
1899 — *A. Köllikers Handbuch der Gewebelehre, Bd. 3.*
1896 **Fol, Herm.**, *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie.*
1908 **Fuchs, Hugo**, *Ueber das Vorkommen selbständiger knöcherner Epiphysen bei Sauropsiden. Anat. Anz., Bd. 32, p. 352—360, 4 Fig.*
1909 **Fürbringer, M.**, *Gegenbaurs Lehrbuch der Anatomie, 8. Aufl., Bd. 1.*
1901 **Gadow, Hans**, *Amphibia and Reptiles. Cambridge Natural History, Vol. 8.*
1896 **Gaupp, Ernst**, *A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches, Abt. 1, 3. Aufl.*
1901 **Gebhardt, F. A. M. Walther**, *Ueber funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. 1. Allgem. Teil. Arch. f. Entw.-Mechan., Bd. 11, p. 383—498, 5 Taf., 8 Fig.; Bd. 12, p. 1—53, 15 Fig., p. 167—223.*
1902 — *Ueber quantitative und qualitative Verschiedenheiten in der Reaktion des Knochengewebes auf mechanische Einwirkungen. Verhandl. Anat. Ges. 16. Vers. Halle, p. 65—92.*
1903a — *Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? Verhandl. Ges. deutsch. Naturf. Aerzte 74. Vers. Karlsbad 1902, Teil 2, Hälfte 2, p. 572—574.*
1903b — *Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? Arch. f. Entw.-Mechan., Bd. 16, p. 377—410, 1 Taf., 5 Fig.*
1905a — *Der feinere Bau der Haversschen Speziallamellensysteme in seiner funktionellen Bedeutung. Verhandl. Ges. deutsch. Naturf. Aerzte 76. Vers. Breslau 1904, Teil 2, Hälfte 2, p. 462—466.*
1905b — *Ueber funktionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und gröberen Bauelemente des Wirbeltierknochens. II. Spezieller Teil. 1. Der Bau der Haversschen Lamellensysteme und seine funktionelle Bedeutung. Arch. f. Entw.-Mechan., Bd. 20, p. 187—322, 8 Taf., 18 Fig.*
1907 — *Ueber das älteste geologisch bekannte Vorkommen von Knochengewebe (Placodermen). Verhandl. Anat. Ges. 21. Vers. Würzburg, p. 72—90.*
1864 **Gegenbaur, C.**, *Ueber die Bildung des Knochengewebes. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 1, p. 343—369, 1 Taf.*
1867 — *Ueber die Bildung des Knochengewebes. 2. Mitt. Jen. Zeitschr. Med. u. Naturw., Bd. 3, p. 206—246, 2 Taf.*
1895 — *Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 6. Aufl.*
1898 — *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1.*
1879 **Goette, Alexander**, *Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskeletts der Molche, Leipzig, Voß.*

1905 **Grobben, Karl,** *Lehrbuch der Zoologie von C. Claus, 7. Aufl.*
1846 **Hassal, A. H.,** *The microscopic anatomy of the human body, London 1846—1849, zit. nach v. Kölliker 1850.*
1841 **Henle, Jakob,** *Allgemeine Anatomie.*
1874a **Hertwig, Oskar,** *Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 8, p. 331—402, 2 Taf.*
1874b — *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, Suppl., p. 1—208, 5 Taf.*
1900 **Hertwig, Richard,** *Lehrbuch der Zoologie.*
1892 **Julien, Alexis,** *Loi de l'apparition du premier point épiphysaire des os longs. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 114, p. 926—929.*
1881 **Kassowitz, M.,** *Die normale Ossifikation und die Erkrankungen des Knochensystems bei Rachitis und hereditärer Syphilis. I. Teil. Normale Ossifikation, Wien, Braumüller, 327 pp., 13 Taf.*
1881 **Kastschenko, N.,** *Ueber die Genese und Architektur der Batrachierknochen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19, p. 1—52, 2 Taf.*
1882 — *Ueber die Krappfärbung der Froschgewebe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, p. 357—386, 2 Taf.*
1890 **Klaatsch, Herm.,** *Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb., Bd. 16, p. 97—202, 209—258, 3 Taf.*
1850 **Kölliker, A. v.,** *Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen, Bd. 2 Hälfte 1.*
1860 — *Ueber die große Verbreitung der „perforating fibres" von Sharpey. Würzburg. Naturw. Zeitschr., Bd. 1, p. 306—316, 3 Fig.*
1873 — *Die normale Resorption des Knochengewebes und ihre Bedeutung für die Entstehung der typischen Knochenformen, Leipzig, Vogel, 86 pp., 8 Taf.*
1879 — *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere, 2. Aufl.*
1889 — *Handbuch der Gewebelehre des Menschen, Bd. 1.*
1908 **Kopsch, Fr.,** *Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 8. Aufl., Bd. 1, 7. Aufl., 1907, Bd. 4.*
1909 **Korff, K. v.,** *Zur Histologie und Histogenese des Bindegewebes, besonders der Knochen- und Dentingrundsubstanz. Merkel-Bonnets Ergebnisse, Bd. 17, 1907.*
1910 — *Zur Histogenese der bindegewebigen Stützsubstanzen niederer Wirbeltiere. Verhandl. Anat. Ges. 24. Vers. Brüssel, p. 128—136, 2 Fig., 1 Taf.*
1865a **Landois, Leonard,** *Ueber die Ossifikation der Geweihe. Centralbl. med. Wiss., p. 241—243.*
1865b — *Ueber den Ossifikationsprozeß. Centralbl. med. Wiss., p. 273—275.*
1883 **Leunis, Johannes,** *Synopsis der drei Tierreiche. Teil 1. Zoologie, 3. Aufl., von Hubert Ludwig, Bd. 1.*
1853 **Leydig, Franz,** *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien.*
1857 — *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.*
1864 — *Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch d. vergl. Anatomie, Bd. 1.*
1885 — *Zelle und Gewebe.*
1872 **Lerschin, Leo,** *Ueber die Entwicklung des Knochengewebes an den Röhrenknochen der Batrachier. Centralbl. med. Wiss., p. 275—277, 289—290.*
1860 **Lieberkühn, N.,** *Ueber die Ossifikation. I. Die Ossifikation des Sehnengewebes. Arch. f. Anat. Physiol., p. 824—846, 2 Taf.*
1862a — *Ueber die Sharpeyschen Fasern der Knochen. Monatsber. K. preuß. Akad. Wiss. Berlin, p. 517—520.*
1862b — *Ueber die Ossifikation des hyalinen Knorpels. Arch. f. Anat. Physiol., p. 702—761, 3 Taf.*
1910 **Lubosch, Wilhelm,** *Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke, Jena, G. Fischer.*
1856 **Maier, Rud.,** *Das Wachstum der Knochen nach der Dicke, Freiburg.*
1863 — *Die elastischen Fasern des Knochens. Arch. f. pathol. Anat., Bd. 26, p. 358—377.*
1892 **Marquis, Carl,** *Das Knochenmark der Amphibien in den verschiedenen Jahreszeiten. Med. Inaug.-Diss. Dorpat, 82 pp., 1 Taf.*
1897 **Mehnert, Ernst,** *Kainogenese. Schwalbes Morphol. Arbeiten, Bd. 7, p. 1—156, 3 Taf., 21 Fig.*
1904 **Meyburg, H.,** *Beitrag zur Kenntnis des Stadiums der „primären in toto konzentrischen" Knochenbildung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, p. 627—652, 8 Fig.*
1858 **Müller, Heinrich,** *Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rachitischer Knochen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 9, p. 147—233, 2 Taf.*
1860 — *Ueber Sharpeys durchbohrende Fasern im Knochen. Würzburger Naturw. Zeitschr., Bd. 1, p. 296—305, 2 Fig.*

1909 **Nowikoff, M.**, *Untersuchungen über die Struktur des Knochens. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 92, p. 1—50, 4 Taf., 1 Fig.*

1816 **Quain, R.**, and **Sharpey, W.**, *Elements of anatomy, Part I and II, 5. ed., London 1843—1846, zit. nach v. Kölliker 1850.*

1876 **Quains** *Elements of anatomy, ed. by William Sharpey, Allen Thomson and E. A. Schäfer, 8. ed.*

1849a **Quekett, John,** *On the intimate structure of bone as composing the skeleton in the four great classes of animals viz. Mammals, Birds, Reptiles and Fishes, with some remarks on the great value of the knowledge of such structure in determining the affinities of minute fragments of organic remains. Trans. Micr. Soc. London, Vol. 2, p. 46—58.*

1849b — *Additional observations on the intimate structure of bone. Trans. Micr. Soc. London, Vol. 2, p. 59—62, 4 Taf.*

1873 **Ranvier, L.**, *Quelques faits relatifs au développement du tissu osseux. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 77, p. 1105—1109.*

1888 — *Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von W. Nikati und H. v. Wyss.*

1893 **Renaut, J.**, *Traité d'histologie pratique, T. 1, p. 416—553; T. 2, Pt. 1, 1897.*

1910 — et **Dubreuil, G.**, *Contingence et conditions de l'incorporation des fibrilles connectives à la substance fondamentale des os. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, p. 707—709, Rectification p. 810.*

1905 **Retterer, Ed.**, *Structure et histogenèse de l'os. Journ. de l'anat. et de la physiol. Paris, T. 41, p. 561—640, 12 Fig.*

1906 — *Evolution du tissu osseux. Journ. de l'anat. et de la physiol. Paris, T. 42, p. 193—238, 6 Fig.*

1908a — *Structure comparée du tissu osseux. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 64, p. 485—488.*

1908b — *De l'ossification intracartilagineuse ou enchondrale. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 64, p. 571—574.*

1897 **Röse, C.**, *Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. 14, p. 21—31, 33—69, 28 Abbild.*

1871 **Rollett, A.**, *Artikel „Bindesubstanzen" in S. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, p. 84—107.*

1885 **Roux, Wilhelm,** *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschr. f. Biol., Bd. 21, N. F. Bd. 3, p. 411—526.*

1895 — *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 2.*

1898 **Schäfer, Edward Albert,** *General anatomy or histology in Quains Elements of anatomy, ed. by E. A. Schäfer and G. D. Thane, 11. ed., Vol. 1, Part 2.*

1896 — and **Symington, Johnson,** *Splanchnology, in Quains Elements of anatomy, ed. by E. A. Schäfer and G. D. Thane, 11. ed., Vol. 3, Part 4.*

1893 **Schaffer, J.**, *Die Methodik der histologischen Untersuchungen des Knochengewebes. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 10, p. 167—211.*

1910 — *Artikel „Knochen und Zähne" und Artikel „Knorpelgewebe" in Encyklopädie der mikrosk. Technik, herausgegeb. von Paul Ehrlich, Rudolf Krause, Max Mosse, Heinrich Rosin, Karl Weigert, 2. Aufl., Bd. 1, p. 724 ff.*

1905 **Schauinsland, H.**, *Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Hertwigs Handb. d. Entwicklungslehre, Bd. 3, Abt. 2, p. 339.*

1891 **Schiefferdecker, P.**, und **Kossel, A.**, *Gewebelehre, mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers.*

1902 **Schneider, Karl Camillo,** *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere.*

1876 **Schwalbe, G.**, *Ueber die Ernährungskanäle der Knochen und das Knochenwachstum. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 1, p. 307—352, 2 Taf.*

1877 — *Ueber das postembryonale Knochenwachstum. Sitz.-Ber. Jenaische Ges. f. Med. u. Naturwiss., p. XI—XVI.*

1890 **Steinmann, Gustav,** und **Döderlein, Ludwig,** *Elemente der Paläontologie, Leipzig, Engelmann.*

1906 **Stöhr, Ph.**, *Lehrbuch der Histologie, 12. Aufl.*

1905 **Studnička, F. K.**, *Ueber einige Pseudostrukturen der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 66, p. 525—548, 1 Taf.*

1906 — *Ueber kollagene Bindegewebsfibrillen in der Grundsubstanz des Hyalinknorpels, im Dentin und im Knochengewebe. Anat. Anz., Bd. 29, p. 334—344, 10 Fig.*

1901 **Szymonowicz, Ladislaus,** *Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie.*

1885 **Tafani, Alessandro,** *Il tessuto delle ossa. Le fibre perforanti o dello Sharpey. Lo Sperimentale, Anno 39, Vol. 56, p. 241—250.*

1887 — *Le tissu des os, les fibres perforantes ou de Sharpey. Arch. ital. biologie, T. 8, p. 66—75.*

1888 **Toldt, Carl,** *Lehrbuch der Gewebelehre, 3. Aufl.*
1847 **Tomes,** *Artikel „Osseous tissue" in Todds Cyclopaedia of anatomy and physiology, Vol. 3.*
1853 **Tomes, John, and De Morgan, Campbell,** *Observations on the structure and development of bone. Philos. Transact. Royal Soc. London, Vol. 143, Part 1, p. 109—139, 4 Taf.*
1842 **Valentin,** *Artikel „Gewebe" in R. Wagners Handw. d. Physiologie, Bd. 1, zit. nach v. Kölliker 1850.*
1909 **Versluys, J.,** *Die Salamander und die ursprünglichsten vierbeinigen Landwirbeltiere. Naturwiss. Wochenschr., N. F. Bd. 8, No. 3.*
1889 **Vogt, Karl, und Yung, Emil,** *Lehrbuch der praktischen vergleich. Anatomie, Bd. 2, 1889—1894.*
1865a **Waldeyer, W.,** *Ueber den Ossifikationsprozeß. Centralbl. f. med. Wissensch., p. 113—116.*
1865b — *Ueber den Ossifikationsprozeß. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, p. 354—375, 1 Taf.*
1871 — *Artikel „Bau und Entwicklung der Zähne" in S. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, p. 333.*
1902 **Wiedersheim, Robert,** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5. Aufl. des Grundrisses der vergl. Anat. der Wirbeltiere.*
1884 **Wolff, W.,** *Ein Beitrag zur Lehre vom Knochenwachstum. Verhandl. d. Berliner Physiol. Gesellsch., Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., p. 179—180.*
1889a **Zachariadès, Paul A.,** *Recherches sur la structure de l'os normal. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 41, Sér. 9 T. 1, p. 207—208.*
1889b — *Du contenu des canalicules osseux. Ibid. T. 41, Sér. 9 T. 1, p. 245—246.*
1889c — *Des cellules osseuses et de leurs prolongements. Ibid. T. 41, Sér. 9 T. 1, p. 597—598.*
1889d — *De la membrane des cellules osseuses. Ibid. T. 41, Sér. 9 T. 1, p. 632—633.*
1890 — *Des lamelles osseuses. Ibid. T. 42, Sér. 9 T. 2, p. 316—319.*
1893 — *Note sur la structure de l'os. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 10, p. 447—451.*

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Längsschnitt durch das proximale Ende des Humerus von Proteus, Gegend der Diaphysen-Epiphysengrenze, Knorpelfaserungen und Knorpelproliferationszone. Vergr. 57,5 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch die distale Epiphyse des Humerus von Proteus, Knorpelfaserungen. Vergr. 234 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch den Humerus von Proteus, Gegend der Diaphysenmitte. Vergr. 225 : 1.

Tafel II.

Fig. 4. Querschnitt durch den Humerus von Proteus, Teil der Oberfläche aus dem mittleren Teil der Diaphyse, Beziehungen zwischen Beinhaut und Periostknochen. Vergr. 488 : 1.

Fig. 5. Inhalt eines Gefäßkanales aus dem Femur von Menobranchus lateralis. Vergr. 277 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die Ulna von Siren lacertina, Knochenoberfläche im mittleren Diaphysenabschnitt, radiär in den Knochen einstrahlende Fibrillenbündel. Vergr. 488 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch den Humerus von Siren lacertina, Ausschnitt aus den tieferen Teilen des grobfaserigen Periostknochens im mittleren Abschnitt der Diaphyse. Vergr. 610 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch das Femur von Cryptobranchus japonicus, besonders grobe Fibrillenbündel aus den mittleren Teilen des Periostknochens. Vergr. 488 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch das Femur von Cryptobranchus japonicus, Oberfläche des Periostknochens und angrenzende Beinhaut aus dem mittleren Abschnitt der Diaphyse. Vergr. 488 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch das Femur von Cryptobranchus japonicus, Ausschnitt aus der Wand eines Gefäßkanales, ausgekleidet mit einer Schicht von feinfaserigem Markknochen, dem ein Osteoblastenkern anliegt, und nach außen angrenzend grobfaseriger, geflechtartiger Periostknochen. Vergr. 488:1.

Tafel III.

Fig. 11. Querschnitt durch das Femur von Cryptobranchus japonicus, grobfaseriger Periostknochen und feinfaseriger Markknochen aneinander grenzend. Vergr. 488:1.

Fig. 12. Querschnitt durch den Humerus von Menopoma alleghaniensis, Teil der Wandung eines von feinfaserigem Markknochen ausgekleideten Gefäßkanales mit einer im Lumen liegenden Schicht von Osteoblasten. Vergr. 406:1.

Fig. 13. Längsschnitt durch den Humerus von Desmognathus quadrimaculatus, Gegend der sogenannten Ossifikationsgrube am distalen Diaphysenende. Vergr. 293:1.

Fig. 14. Längsschnitt durch das Femur von Spelerpes ruber, verkalkter und sklerosierter Teil des Diaphysenknorpels. Vergr. 406:1.

Fig. 15. Längsschnitt durch das Femur von Spelerpes ruber, Teil der Wand eines von Markknochen ausgekleideten Gefäßkanales. Der konzentrisch geschichtete Markknochen ist nicht abgrenzbar gegen den darunter gelegenen sklerosierten Knorpel, doch besteht eine deutliche Grenze zwischen diesem und dem angrenzenden verkalkten Knorpel. Vergr. 406:1.

Fig. 16. Längsschnitt durch den Humerus von Plethodon glutinosus, Teil der Wand eines Gefäßkanales, in dessen Lichtung ein großer runder Osteoblastenkern liegt. Der Gefäßkanal ist ausgekleidet von einer dünnen Lage deutlich konzentrisch geschichteten Markknochens, der sich scharf absondert von einem sklerosierten Knorpelstreif, an welchen sich nach außen verkalkter Knorpel anschließt. Vergr. 406:1.

Tafel IV.

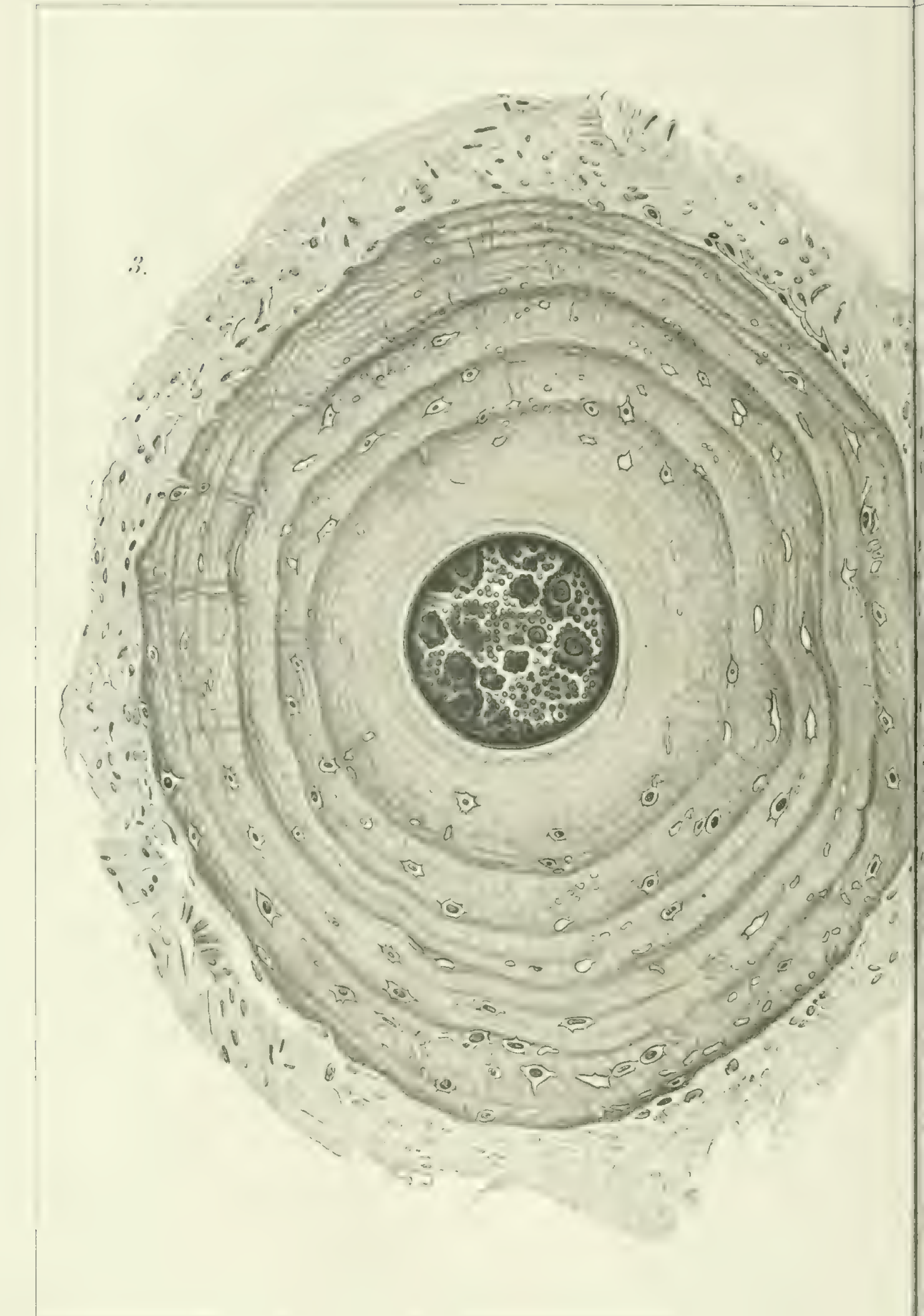
Fig. 17. Längsschnitt durch das Femur von Menopoma alleghaniensis, Schema. Vergr. 13:1.

Fig. 18. Längsschnitt durch den Humerus von Amblystoma opacum, Schema. Vergr. 50:1.

Fig. 19. Längsschnitt durch das Femur von Amblystoma mexicanum, Schema. Vergr. 23,3:1.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3874





-rlag von Gustav

1.

2.



cher in Jena





5.

10.

7.

4.

Verlag von Gustav



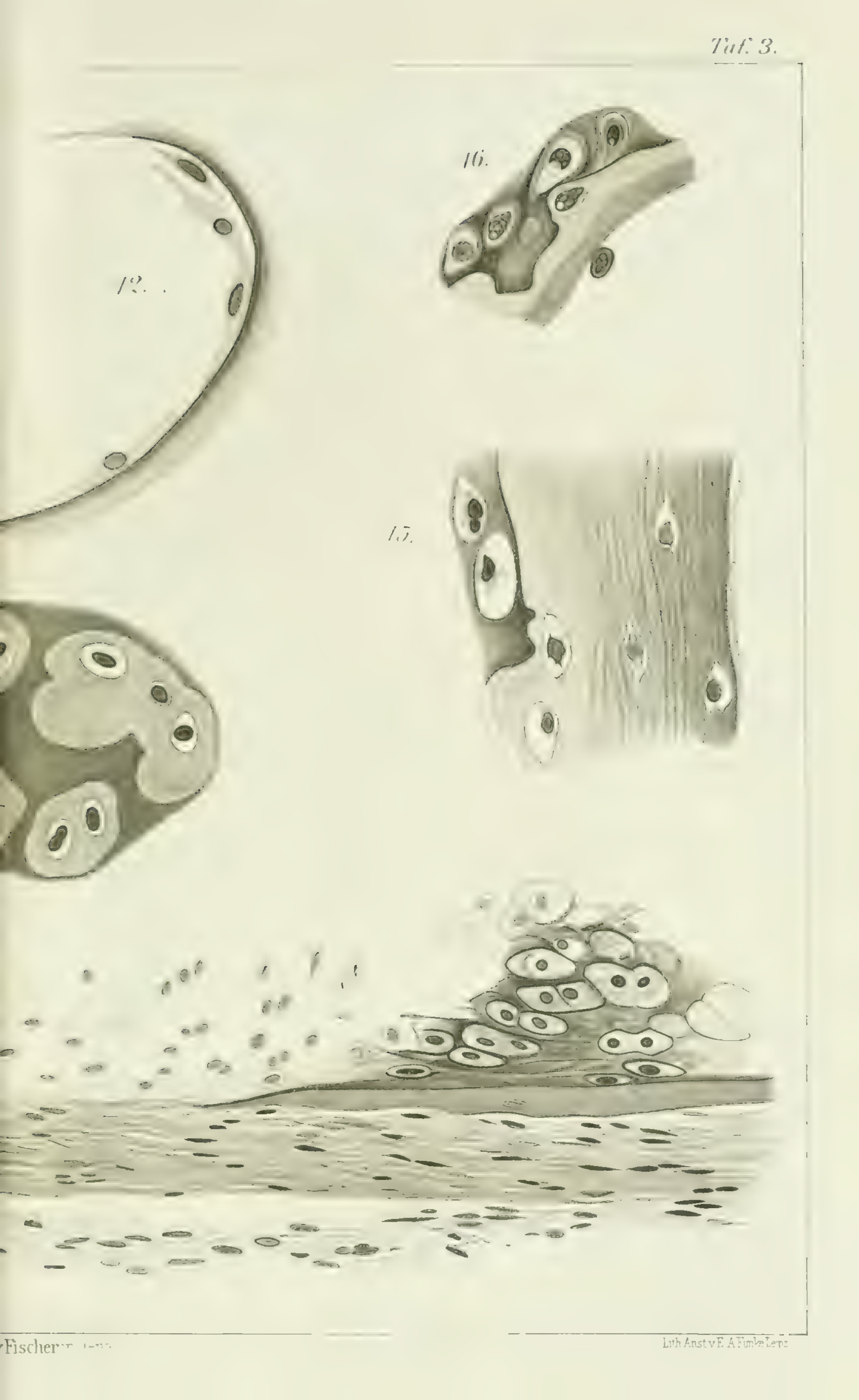
Lith.Anst.v.E.A.F...







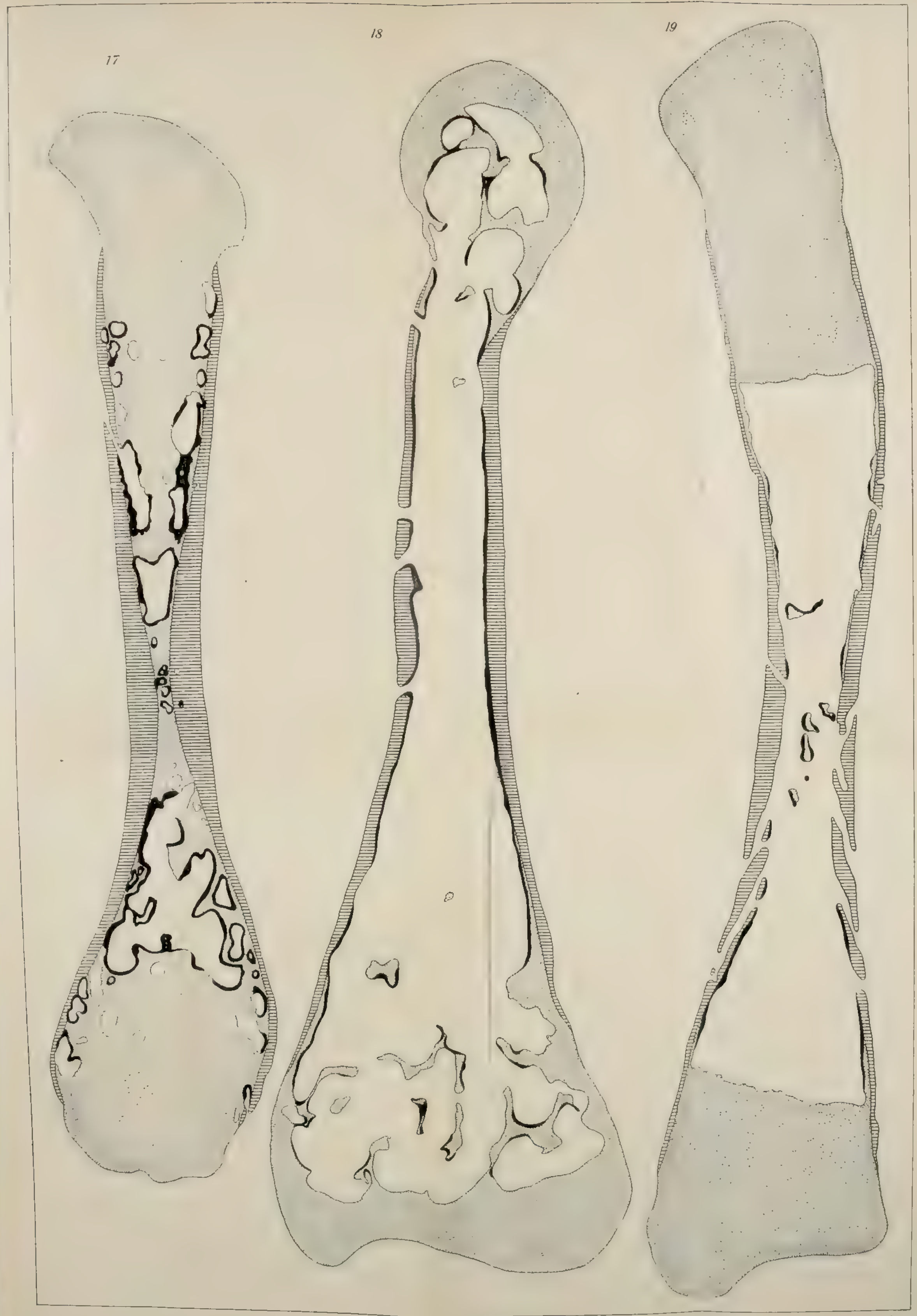
Verlag von G



Fischer
Lith Anst v E A Funke Leipz



17



Verlag von Gustav Fischer in Jena
Photolith v. A. Giltsch, Jena

Der

Aufbau der Skeletteile

in den freien Gliedmassen der Wirbeltiere

Untersuchungen an urodelen Amphibien

Von

Dr. H. von Eggeling

a. o. Professor und Prosektor an der anatom. Anstalt
der Universität Jena

Mit 4 lithographischen Tafeln, 147 Figuren im Texte



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1911

Die Rekonstruktion des Diplodocus. Von **O. Abel.** Mit 3 Tafeln und 5 Textfiguren. (Abhandlungen der k. k. Zool.-botan. Gesellschaft in Wien. Band V, Heft 3.) 1910. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Lehrbuch der Zoologie für Studierende. Von Dr. **J. E. V. Boas,** Professor der Zoologie an der landwirtschaftlichen Hochschule Kopenhagen. Fünfte, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 603 Abbildungen. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 14 Mark.

The Elephant's Head. Studies in the Comparative Anatomy of the Organs of the Head of the Indian Elephant and other Mammals. By **J. E. V. Boas,** und **Simon Paulli.** First Part: **The Facial Muscles and the Proboscis.** With seventeen plates in colours. Gross-Folio. 1908. Der Preis dieses ersten Teiles, der ein abgeschlossenes Ganzes bildet, beträgt 100 Mark.

Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. Von Dr. **Rudolf Fick,** o. ö. Professor und Vorstand des anatom. Instituts der Universität Innsbruck.

Teil I: **Anatomie der Gelenke.** Mit 162 grösstenteils farbigen Abbildungen im Text. 1904. Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark.

Teil II: **Allgemeine Gelenk- und Muskelmechanik.** Mit 350 teils farbigen Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (Handbuch der Anatomie des Menschen. Herausgeg. von Prof. Dr. K. von Bardeleben, Jena. Lieferung 11 und 18.) 1910. Preis: 12 Mark, geb. 14 Mark.

Teil III: **Spezielle Gelenk- und Muskelmechanik.** Mit 248 teils farbigen Abbildungen im Text und 18 Tafeln. 1911. Preis: 33 Mark, geb. 35 Mark 50 Pf.

Das Ellenbogengelenk und seine Mechanik. Eine anatomische Studie. Von **J. Wilh. Hultkrantz,** Prosektor an dem Karolinischen Institut zu Stockholm. Mit 4 Tafeln und 12 Figuren im Text. 1897. Preis: 7 Mark.

Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Von Dr. **Max Fürbringer,** o. ö. Professor der Anatomie und Direktor des Anatom. Instituts der Universität Amsterdam (jetzt in Heidelberg). Mit 30 Tafeln. 2 Bände. 1888. Preis: 125 Mark.

I. Spezieller Teil: Brust, Schulter und proximale Flügelregion der Vögel. Preis: 56 Mark.

II. Allgemeiner Teil: Resultate und Reflexionen auf morphologischem Gebiete. Systematische Ergebnisse und Folgerungen. Preis: 75 Mark.

Die Säugetierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Wirbeltiere. Von **A. A. W. Hubrecht** in Utrecht. Mit 186 Textfiguren. 1909. Preis: 7 Mark.

Palaeontologie und Descendenzlehre. Vortrag gehalten in der allg. Sitzung der naturw. Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg am 26. September 1901 von **Ernst Koken,** Professor der Geologie und Palaeontologie in Tübingen. Mit 6 Figuren im Text. 1902. Preis: 1 Mark.

Regeneration und Transplantation. Von Dr. **E. Korschelt,** Prof. der Zoologie in Marburg. Mit 144 Figuren im Text. 1907. Preis: 7 Mark.

Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Eine morphologische und histologische Untersuchung. Von Dr. med. **Wilh. Lubosch,** a. o. Prof. der Anatomie an der Universität Jena. Mit 230 Abbildungen im Text und 10 lithographischen Tafeln. 1910. Preis: 27 Mark.

Anatom. Anzeiger Bd. 38, Nr. 2/3 vom 10. Januar 1911:

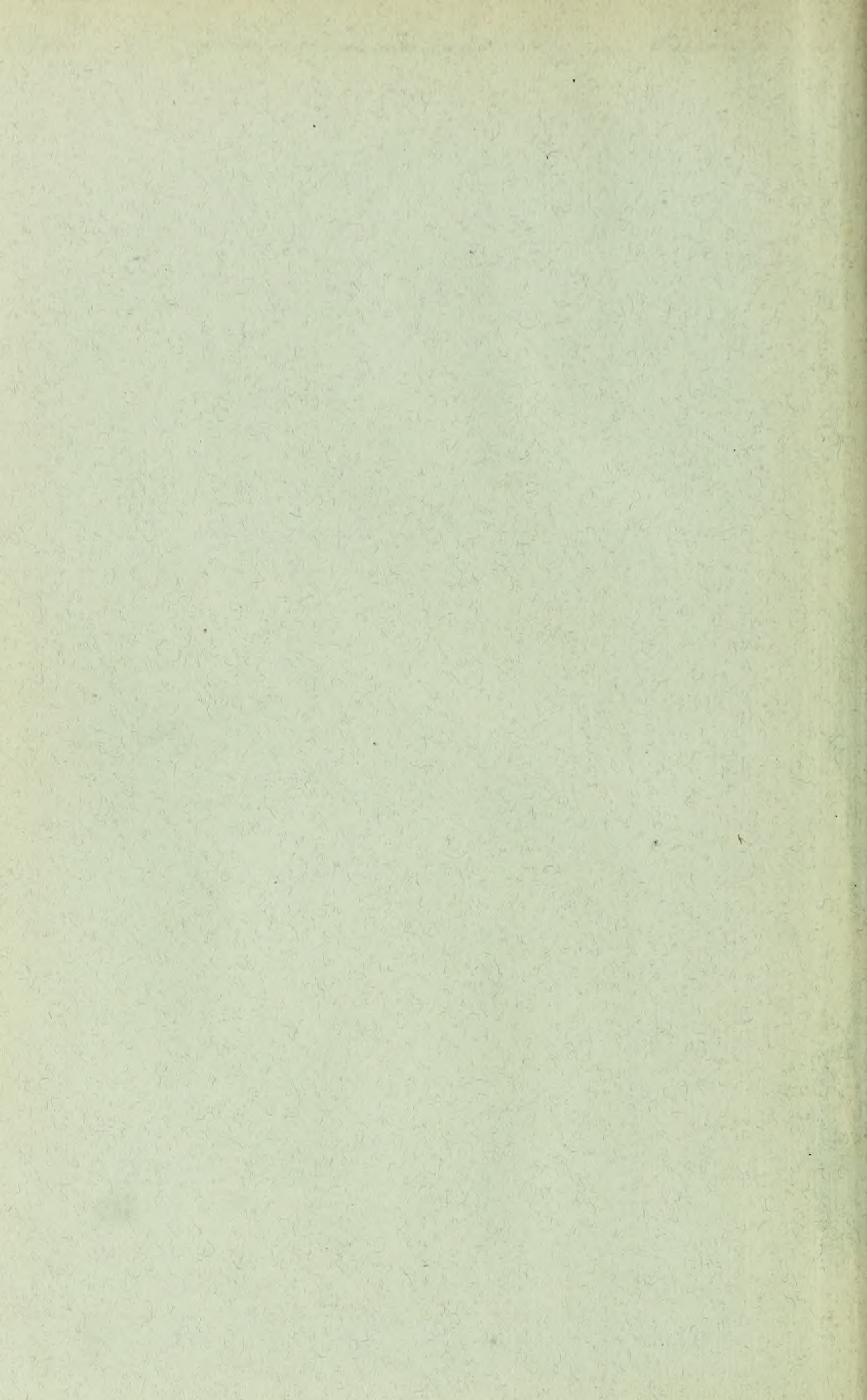
. . . Das Werk ist sehr klar und fließend geschrieben und mit zahlreichen schönen Abbildungen im Text und prachtvollen farbigen Tafeln glänzend ausgestattet. Die gesamte Literatur ist in umfassender Weise umsichtig und kritisch verarbeitet. . . . Man kann es eher als einen Nutzen des vorliegenden außerordentlich fleißigen und gewissenhaften Werkes betrachten, daß durch dasselbe klarer gezeigt wird, wo und wie die entwicklungsmechanische Forschung auf dem Gebiete der Gelenkbildung einzusetzen hat, und wie viel da noch zu tun übrig bleibt. Strasser.

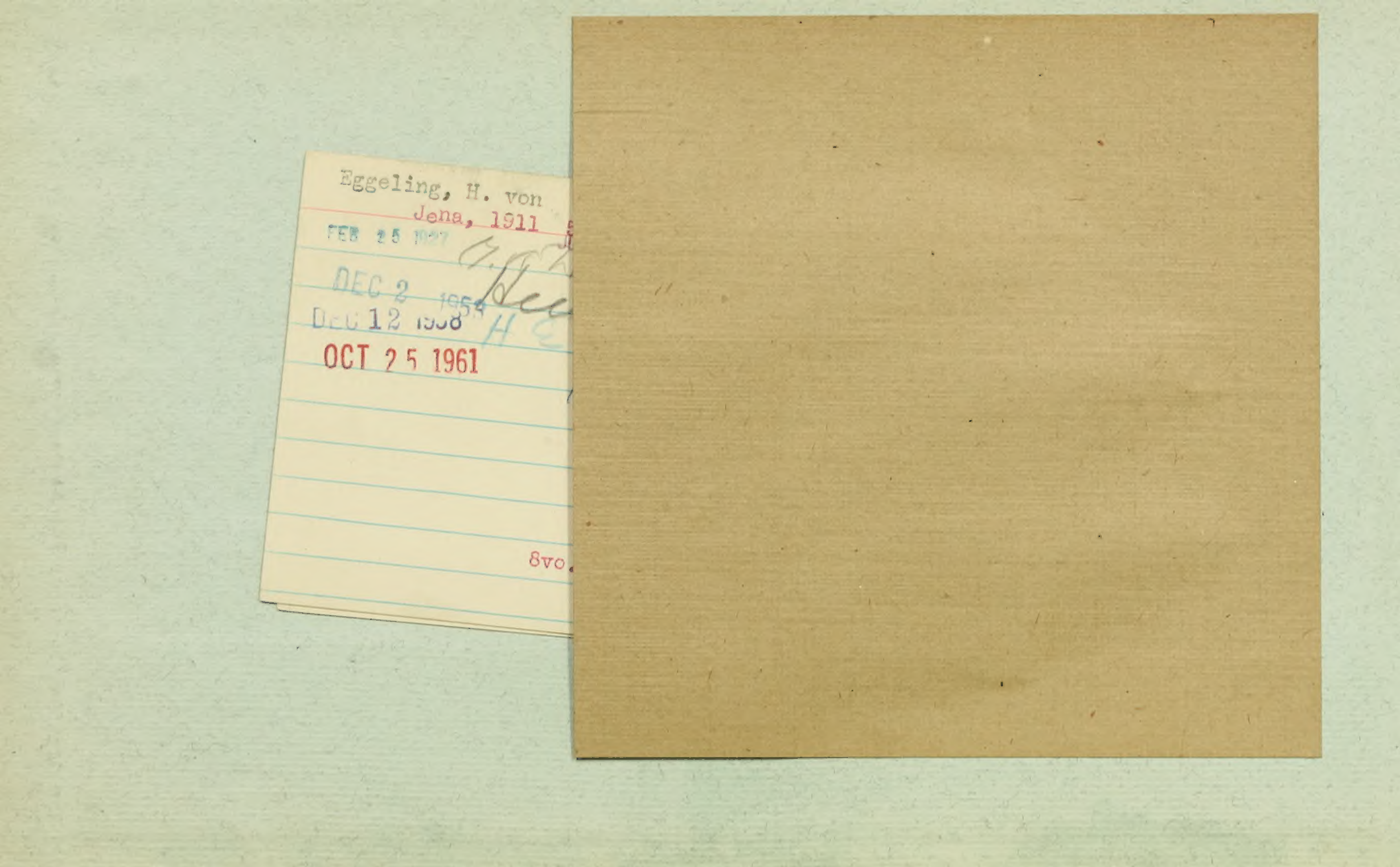
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.










Eggeling, H. von
Jena, 1911
OCT 25 1961
8vo.


AMNH LIBRARY
100126766